DRAKONTOS

Jordi Agustí, Enric Bufill y Marina Mosquera

El precio de la inteligencia

La evolución de la mente y sus consecuencias

DK



CRÍTICA

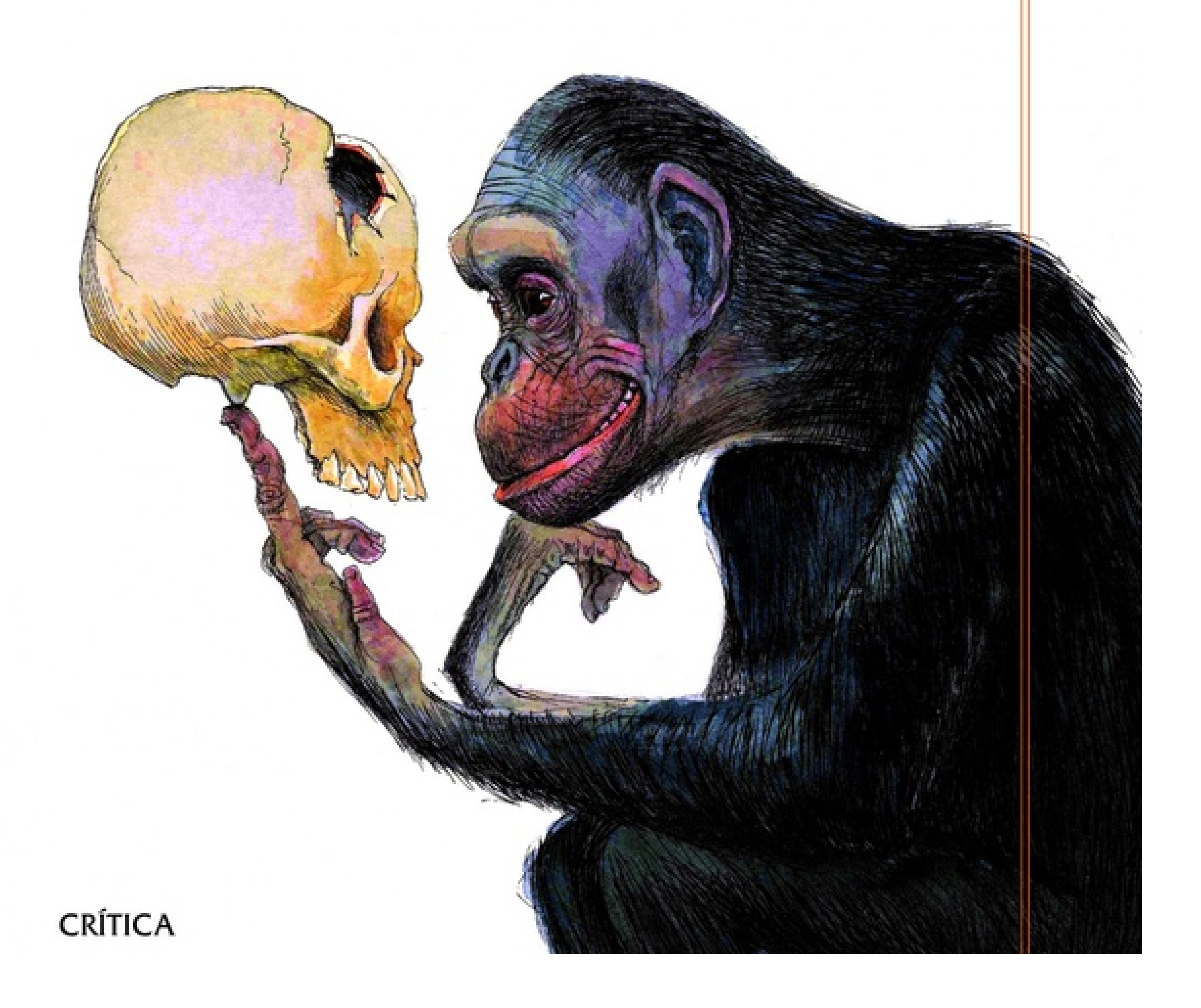
DRAKONTOS

Jordi Agustí, Enric Bufill
y Marina Mosquera

El precio de la inteligencia

DK

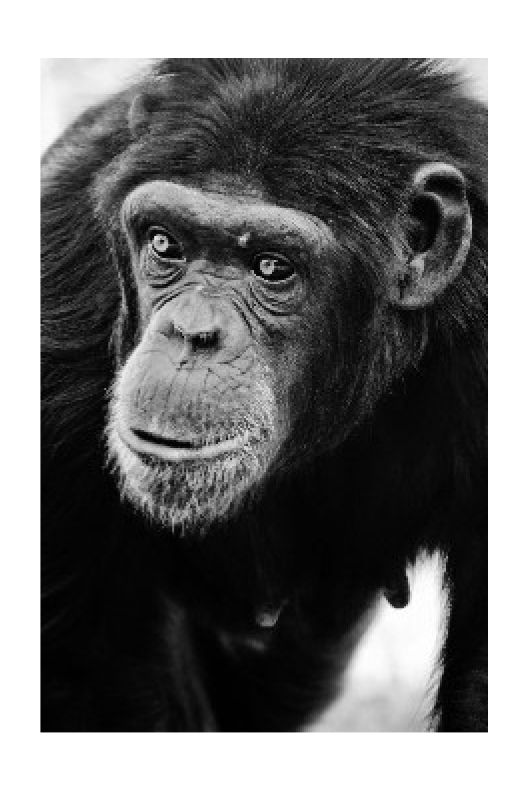
La evolución de la mente y sus consecuencias



CRÍTICA



Índice



A Sara.
Que los vientos del otro mundo
te sean más propicios de lo que fueron en este.
Y que puedas reencontrarte en paz
con los tuyos.

Prólogo

Según Martin Heidegger, la gran pregunta de la filosofía es «¿Por qué existe el ser y no la nada?». Pero hoy la pregunta es más bien «¿Por qué existe una mente capaz de hacerse esa pregunta?». Es muy posible que la primera pregunta jamás tenga respuesta, al menos desde una perspectiva científica. Y es probable que tampoco tenga respuesta la segunda, al menos tal como está planteada. Ahora bien, si no somos capaces de responder a la pregunta de «¿Por qué existe una mente humana?», tal vez sí seamos capaces de responder a la pregunta «¿Cómo es que existe una mente humana?», es decir, cómo se llegó a ella. Desde Darwin y su formulación de la evolución en términos de selección natural, responder a la pregunta de cómo se ha llegado a una estructura, es decir, qué presiones selectivas están detrás de su origen, equivale a responder a la pregunta «¿Por qué existe esa estructura?».

A partir de aquí parecería sencillo trazar la evolución de la mente humana y desentrañar por qué somos como somos. En la investigación sobre el origen de nuestra mente están hoy involucradas un gran número de disciplinas, que incluyen la paleoantropología, la paleoecología humana, la arqueología prehistórica, la primatología, la etología, la neurociencia cognitiva y la genómica. La cuestión del origen de la mente humana, por tanto, solo puede ser abordada desde un enfoque pluridisciplinar. Pero a pesar de los importantísimos logros de los últimos años, la tarea sigue siendo mucho más ardua de lo que podíamos imaginar. Cada nuevo avance supone un nuevo frente abierto que muchas veces plantea muchas más nuevas cuestiones de las que pretendía responder. Y ello es así porque la complejidad de la tarea es directamente proporcional a la complejidad del problema que se pretende abordar, la mente humana y su origen.

Ciertamente, esta obra no pretende responder a la pregunta inicial, pero sí hacer un recorrido por las cuestiones más candentes en torno al origen de la mente humana y el órgano que la rige, el cerebro, así como

trazar algunas de las líneas maestras que pueden marcar la investigación en este campo. Con esta obra, además, los autores, todos ellos vinculados al Instituto de Paleoecología Humana y Evolución Social (o IPHES), pretenden ofrecer un esbozo de algunas de las líneas de investigación más activas que se desarrollan en este centro, como son la paleoantropología, la paleoecología humana, la arqueología prehistórica, la neurociencia evolutiva o los estudios sobre cognición en primates. Las figuras que ilustran esta obra son asimismo parte del fondo documental del IPHES.

Los autores de esta obra han contribuido según sus áreas de interés a cada uno de los capítulos que la componen. Así, el capítulo 1 («Etapas de la evolución humana») se debe básicamente a Jordi Agustí (JA), con contribuciones de Enric Bufill (EB). El capítulo 2 («Etapas de la evolución cerebral») ha sido elaborado conjuntamente entre JA y EB, con aportaciones de Marina Mosquera (MM). El capítulo 3 («Características del cerebro humano») ha sido elaborado básicamente por EB, con alguna aportación de JA. Los capítulos 4 («Lenguaje y comunicación»), 5 («El aprendizaje»), 6 («La tecnología prehistórica») y 7 («El simbolismo prehistórico») han sido elaborados por MM, con aportaciones de EB y JA. Por su parte, los capítulos 8 («Presiones selectivas en la evolución humana») y 9 («El precio de la inteligencia») se deben básicamente a EB. Finalmente, a JA se debe la estructuración final de la obra y la coordinación y homogeneización de los diferentes textos que la componen.

Una obra de este tipo no habría sido posible sin el continuo estímulo que representa la actividad diaria del IPHES. Nuestro agradecimiento, por tanto, a todos los compañeros del centro, con quienes compartimos tantas horas en común y tanto trabajo conjunto y, muy especialmente, a Eudald Carbonell, nuestro director y amigo, alma del IPHES. Enric Bufill quiere agradecer al Consorci Hospitalari de Vic su comprensión a la hora de disponer del tiempo necesario para realizar tareas de investigación y divulgación. También a Rafael Blesa, Jefe del Servicio de Neurología del Hospital de Sant Pau, por su colaboración y consejos. Marina Mosquera está especialmente agradecida a la Fundación Mona (Girona) (www.fundacionmona.org) por la labor humanitaria que realiza desde el año 2000, albergando y manteniendo a los chimpancés decomisados por el

Estado, sin ningún ánimo de lucro y sí con una enorme capacidad altruista. Asimismo, agradece a la directora, Olga Feliz, y a todos los voluntarios y administrativos del Centro el constante ánimo que demuestran en la batalla cotidiana por el cuidado de estas especies protegidas. A Miquel Llorente y David Riba, investigadores de la Fundacion Mona y del IPHES en el refugio de chimpancés, por su entusiasmo y capacidad investigadora, y, especialmente, a los chimpancés del centro, sin cuya existencia todos seríamos más pobres. *Last but not least*, nuestro agradecimiento también al equipo de Crítica que ha llevado adelante la publicación de este libro, y muy especialmente a José Manuel Sánchez Ron, director de la colección, a Carmen Esteban, su directora editorial, y a Joaquín Arias, que se ha cuidado de la edición del mismo.

1

Etapas de la evolución humana

¿Qué es el ser humano? O, en otras palabras, ¿qué es lo que hace humano al ser humano? ¿Qué caracteres nos definen como especie? Si miramos a nuestro alrededor y nos comparamos con nuestros más próximos parientes vivos, los chimpancés, esta pregunta parece fácil de responder. A pesar de que nuestro bagaje genético es asombrosamente similar y llegamos a compartir más del 90 por ciento de nuestro genoma, las diferencias anatómicas y etológicas entre las dos especies son evidentes. Para empezar, nuestro cerebro es casi cuatro veces más grande, con un volumen de unos 1.400 cc, frente a los 300 o 400 cc del de un chimpancé. Nuestro tipo de locomoción es también muy diferente. Nosotros practicamos una marcha bípeda que difiere en gran medida del tipo de locomoción que practican gorilas y chimpancés. Estos últimos se ayudan con los nudillos de las manos para desplazarse sobre el suelo (el llamado *knuckle-walking*), en un tipo de locomoción que podríamos calificar de semicuadrúpeda. Bien es cierto que los chimpancés pigmeos o bonobos pueden desarrollar también una marcha bípeda durante algún tiempo. Pero nuestro caso es diferente. No somos bípedos ocasionales, somos bípedos obligados por nuestra propia anatomía, como también lo son, por ejemplo, las aves. Nuestro aparato locomotor está adaptado para desarrollar una marcha forzosamente bípeda y cualquier otro tipo de locomoción nos resulta farragosa cuando no imposible. Ello se manifiesta, por ejemplo, en la diferente configuración de nuestros pies y manos. Mientras que ambas extremidades presentan en chimpancés y gorilas una anatomía parecida, en nosotros el pie se ha adaptado eficazmente a la locomoción bípeda, de manera que el pulgar está aducido al resto de dedos, marcha en paralelo a ellos, habiendo perdido su capacidad de prensión.

Existen otras diferencias muy notorias. Sin ir más lejos, carecemos de la gruesa capa de pelo que recubre la piel de nuestros parientes más próximos. Parafraseando a Desmond Morris y su famoso *best-seller* de los años sesenta, somos «monos desnudos», lo cual nos priva de algunas de las técnicas de apaciguamiento y estructuración social que son características de nuestros hermanos chimpancés, como en el caso del despiojamiento mutuo. Y, sin duda, es a nivel del comportamiento donde las diferencias con nuestros parientes se hacen más evidentes. Para comunicarnos, utilizamos un lenguaje complejo, basado en fonemas que se relacionan entre sí de acuerdo con una estructura sintáctica. Además, somos capaces de manufacturar todo tipo de utensilios, algunos de los cuales tienen una evidente utilidad práctica, pero muchos otros corresponden a objetos cuya función es mucho más simbólica que utilitaria, como es el caso de joyas, collares y todo tipo de abalorios. También somos capaces de elaborar representaciones más o menos simbólicas del mundo que nos rodea. En otras palabras, somos animales culturales. Y, por si fuera poco, tenemos una capacidad inusitada para transmitir esta cultura a otros miembros del grupo mediante el aprendizaje. No es que características como la comunicación, la cultura o el aprendizaje no se den también en otras especies, pero solo en nosotros aparecen asociadas entre sí y llevadas hasta extremos de complejidad que no encontramos en nuestros parientes más próximos.

Ahora bien, de acuerdo con los datos moleculares y también paleontológicos, nuestro último antepasado común con los chimpancés vivió en África hace unos 7 u 8 millones de años. Entre ellos y nosotros, por tanto, se abre un vacío temporal que solo el registro fósil y arqueológico puede cubrir. ¿En qué medida las características que nos definen como especie aparecieron abruptamente o fueron gestándose a lo largo de millones de años? Algunas de ellas, como el aprendizaje o aquellas más ligadas al comportamiento, no son susceptibles de fosilizar o dejar un rastro tangible. En cambio, otros elementos que nos proporcionan información sobre las características y modo de vida de nuestros ancestros sí son susceptibles de preservarse en el registro geológico, como es el caso de los restos esqueléticos o los útiles culturales. Así pues, gracias a las evidencias

paleontológicas y arqueológicas, podemos rastrear cómo nuestro linaje ha ido acumulando el conjunto de características que hoy nos permiten reconocernos como una especie singular.

Los primeros homínidos bípedos

Durante buena parte del siglo XX, la investigación sobre la evolución humana estuvo condicionada por la idea de que la principal característica que definía a nuestro linaje era la posesión de un gran cerebro. Por ejemplo, a principios de ese siglo, los ideólogos del fiasco de Piltdown, el famoso fraude desenmascarado varias décadas después, supusieron que el teórico eslabón perdido entre nosotros y los grandes antropomorfos debía ser una forma de cara simiesca pero ya dotada de un cerebro como el nuestro. Este mismo prejuicio impidió que durante años la comunidad científica aceptase como homínido a *Australopithecus africanus*, la especie erigida por el médico sudafricano Raymond Dart en 1925 a partir de un cráneo infantil. A pesar de que el pequeño cráneo mostraba algunos rasgos inequívocamente humanos, como era la posición adelantada del *foramen magnum* (indicador de una posición bípeda) o unos caninos de tamaño reducido, su cerebro era comparable al de un chimpancé y, por tanto, su naturaleza homínida cuestionable. Con la aparición de nuevos restos esqueléticos y no solo craneales de *Australopithecus*, la idea de que nuestros antepasados fueron formas dotadas de un cerebro pequeño, pero caracterizadas por una postura bípeda, fue abriéndose paso a lo largo del pasado siglo. El espaldarazo final a la idea de que lo que nos caracteriza como linaje es nuestra locomoción bípeda, más que cualquier otra característica, tuvo lugar en 1974, cuando Donald E. Johanson y Tim White publicaron en las páginas de la revista *Science* la descripción de un esqueleto muy completo de una pequeña *Australopithecus* para la que propusieron el nombre de *Australopithecus afarensis* y que es conocida popularmente como «Lucy».

El esqueleto de Lucy, completo en un 40 por 100, incluía elementos tan significativos como la pelvis, el fémur, la tibia, un brazo completo con húmero, cúbito y radio, vértebras, costillas y la mandíbula. Los primeros análisis desarrollados por Owen Lovejoy sobre el esqueleto de Lucy

indicaban que *Australopithecus afarensis* debió de practicar un tipo de locomoción muy parecido al nuestro. Así, aparte del característico ensanchamiento de la parte superior de la tibia, la pelvis era baja y ancha, como la nuestra, en lugar de estrecha y alargada, como sucede en el resto de los antropomorfos. En nuestro caso, como en el de Lucy, esta forma de la pelvis tiene como objeto alojar unos potentes músculos abductores, que ayudan a mantener el equilibrio cuando, al andar, todo el peso del cuerpo recae sobre una única pierna (fig. 1.1). Esta es asimismo la razón por la cual el fémur en las formas bípedas muestra una típica inclinación hacia dentro, característica que de igual forma se encuentra en Lucy. En definitiva, *Australopithecus afarensis* era ya un homínido perfectamente bípedo (fig. 1.2).

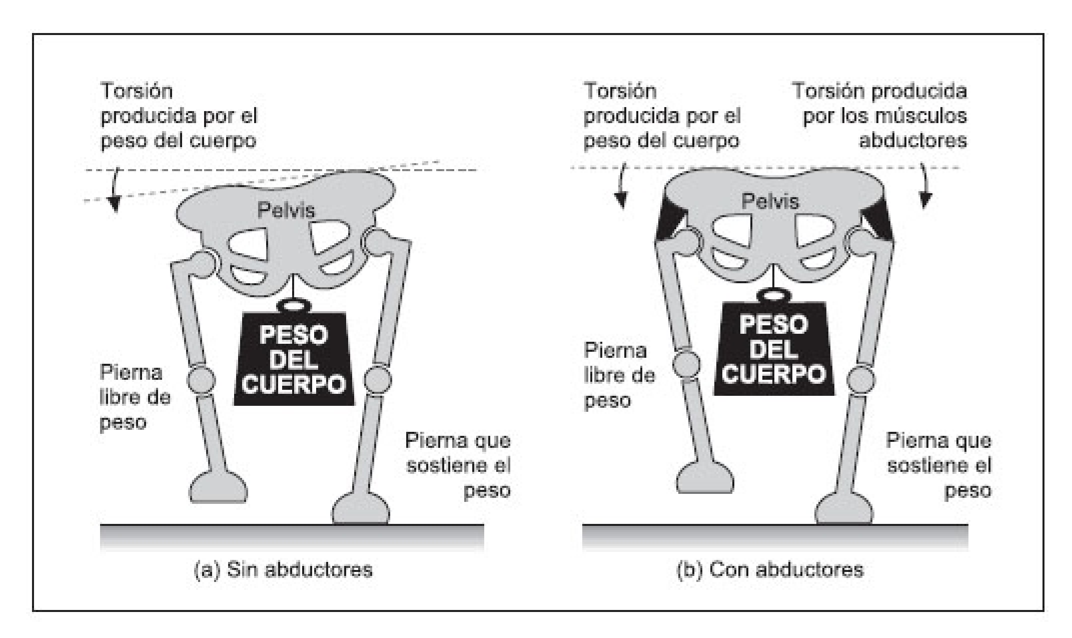


FIGURA 1.1. Esquema de la mitad inferior del cuerpo humano mostrando la función de los músculos abductores durante la locomoción bípeda.

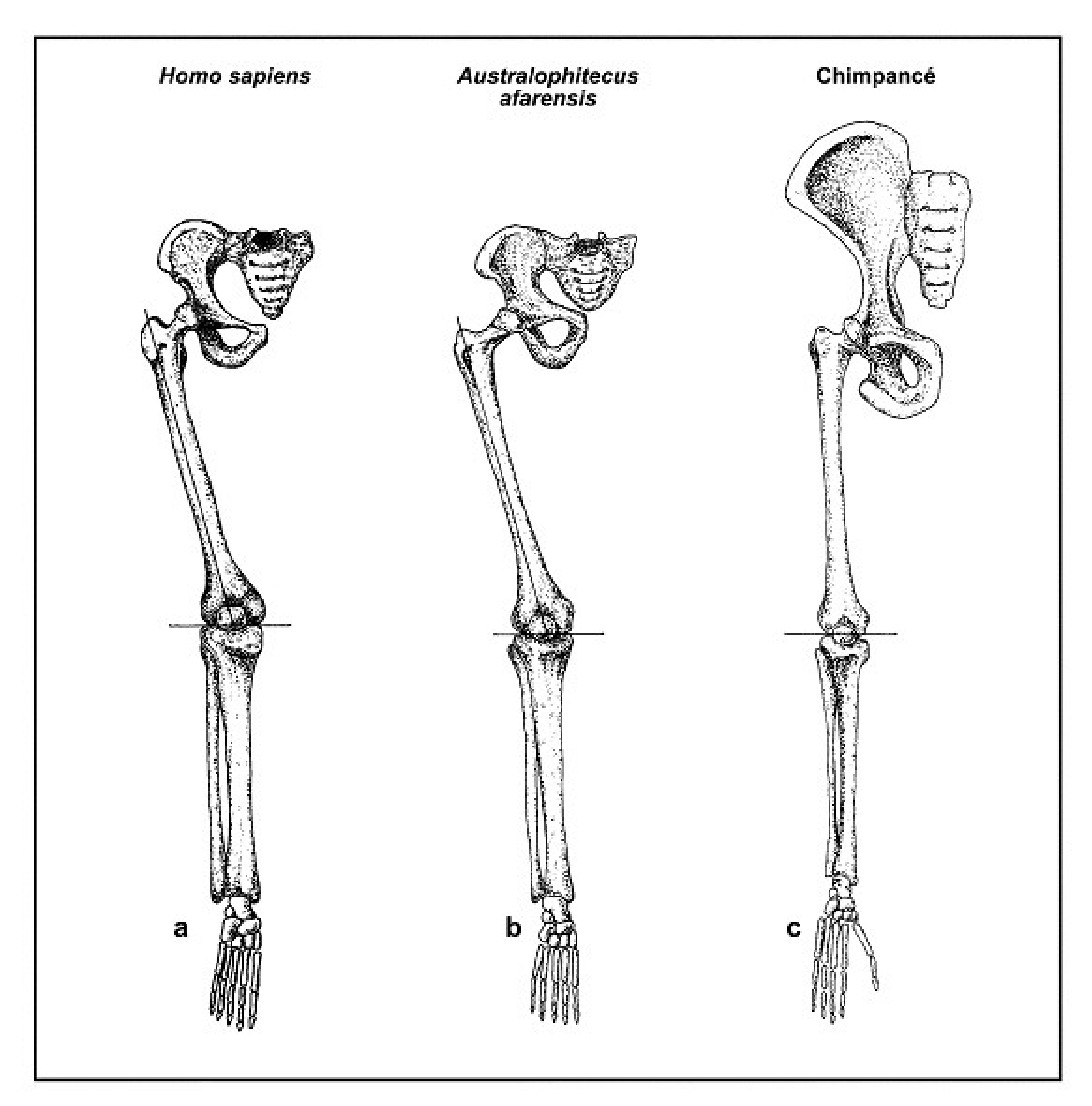


FIGURA 1.2. Articulación del fémur con la tibia en *Homo sapiens* (a), *Australopithecus afarensis* (b) y en un chimpancé (c).

Los restos de Lucy se situaban en depósitos datados en unos 3,5 millones de años. Ahora bien, ¿hasta cuándo se puede retrotraer el origen de la postura bípeda? Como hemos señalado, los datos de la biología molecular señalan que nuestro linaje se escindió del de los chimpancés hace unos 7 millones de años. Sería, por tanto, alrededor de esa fecha cuando cabría encontrar los primeros homínidos bípedos. Sin embargo, cuando acudimos al registro fósil africano de esa edad las evidencias son muy limitadas y fragmentarias. Los restos más antiguos atribuibles a un

homínido bípedo son los de la localidad de Toros-Menalla 266, en el Chad. Los hallazgos publicados por Michel Brunet y su equipo en el año 2002 corresponden a un cráneo deformado pero bastante completo y que, junto con algunas piezas dentarias, sirvieron para definir un nuevo género y especie, *Sahelanthropus tchadiensis* (fig. 1.3). La edad atribuida a esta localidad se sitúa precisamente entre 6 y 7 millones de años atrás, justo en el momento predicho por la biología molecular para encontrar a los primeros homínidos bípedos. El cráneo, con una escasa capacidad craneana (entre 320 y 380 cc, comparable a la de un chimpancé), presenta una combinación de rasgos que lo acercan tanto a los homínidos posteriores como a los actuales antropomorfos africanos. Lo más llamativo del cráneo de *Sahelanthropus tchadiensis* es la existencia de una prominente cresta o *torus supraorbital* a modo de visera, que recuerda a la de los gorilas. Común también a los gorilas es la presencia de una cresta sagital en la parte posterior del cráneo. Por debajo de unas órbitas más o menos redondeadas, la cara es corta y plana, poco proyectada hacia delante, a diferencia de lo que sucede en los antropomorfos africanos actuales, en los que la cara es prognática. La dentición presenta esmalte delgado (aunque más grueso que en los actuales chimpancés) y es relativamente pequeña. Los dientes están implantados verticalmente sobre el maxilar mientras que los caninos son pequeños y fuertemente desgastados. Un elemento clave para dilucidar si *Sahelanthropus tchadiensis* era bípedo, la posición del *foramen magnum* (el orificio craneal que aloja el principio de la columna vertebral), ha sido objeto de una cierta controversia. Los autores del descubrimiento han remarcado que este presenta un posición más adelantada que en los chimpancés y es de forma oval y no redonda como en estos últimos. Otros investigadores, sin embargo, han puesto en duda la posición adelantada del *foramen magnum*, dado que se trata de un cráneo deformado.

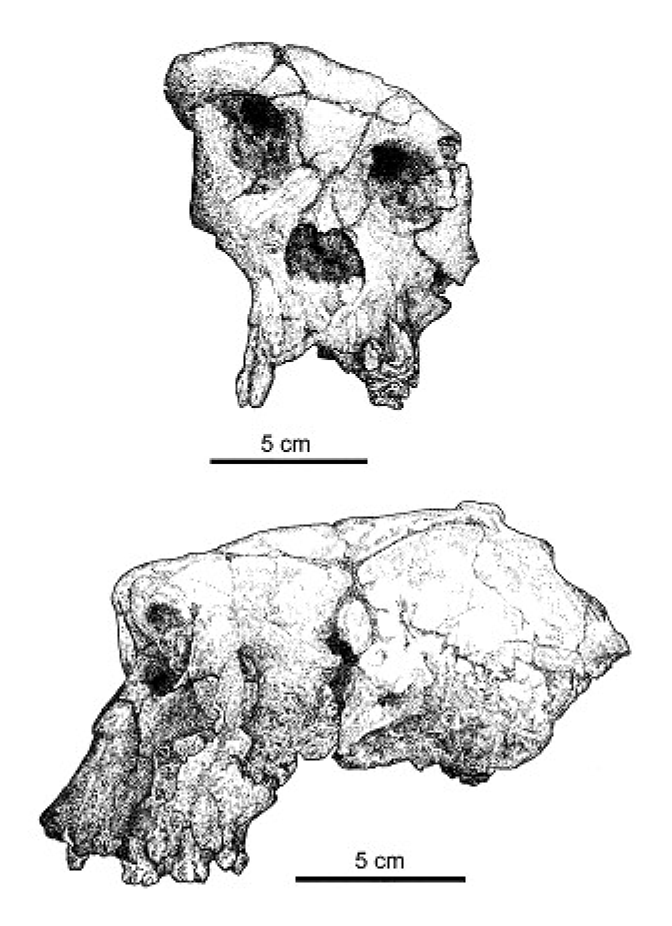


FIGURA 1.3. Cráneo de *Sahelanthropus tchadiensis*.

Algo posteriores en edad son los restos recuperados en el yacimiento keniano de Lukeino, fechados en unos 6 millones de años. Estos restos, correspondientes a tres fragmentos mandibulares, diversas piezas dentarias superiores, dos fémures incompletos, un fragmento de húmero y varias piezas más, permitieron al equipo dirigido por Brigitte Senut y Martin Pickford, del Museo Nacional de Historia Natural de París, reconocer un nuevo tipo de homínido, al que bautizaron con el nombre de *Orrorin tugenensis* (fig. 1.4). De acuerdo con las conclusiones de sus descubridores, la forma de la cabeza del fémur, esférica y algo rotada anteriormente, unida a la caña del hueso por un cuello estrecho y comprimido en sentido antero-posterior, indicaba que *Orrorin tugenensis* mostraba ya una locomoción bípeda. Otros caracteres, sin embargo, como la presencia de falanges manuales recurvadas o la forma del húmero, indicaban que *Orrorin* mantenía todavía una buena capacidad para trepar y deambular por los

árboles. Por lo que respecta a su dentición, los dientes de *Orrorin* eran relativamente pequeños en comparación con los de *Australopithecus*, pero tenían en común con este último la presencia de esmalte dentario grueso. Asimismo, los caninos de *Orrorin* eran comparativamente grandes, en relación con los de otros homínidos. De nuevo, sin embargo, el carácter bípedo de *Orrorin* fue cuestionado por otros investigadores, para quienes las evidencias aducidas en relación con el fémur de esta especie no son suficientemente convincentes.

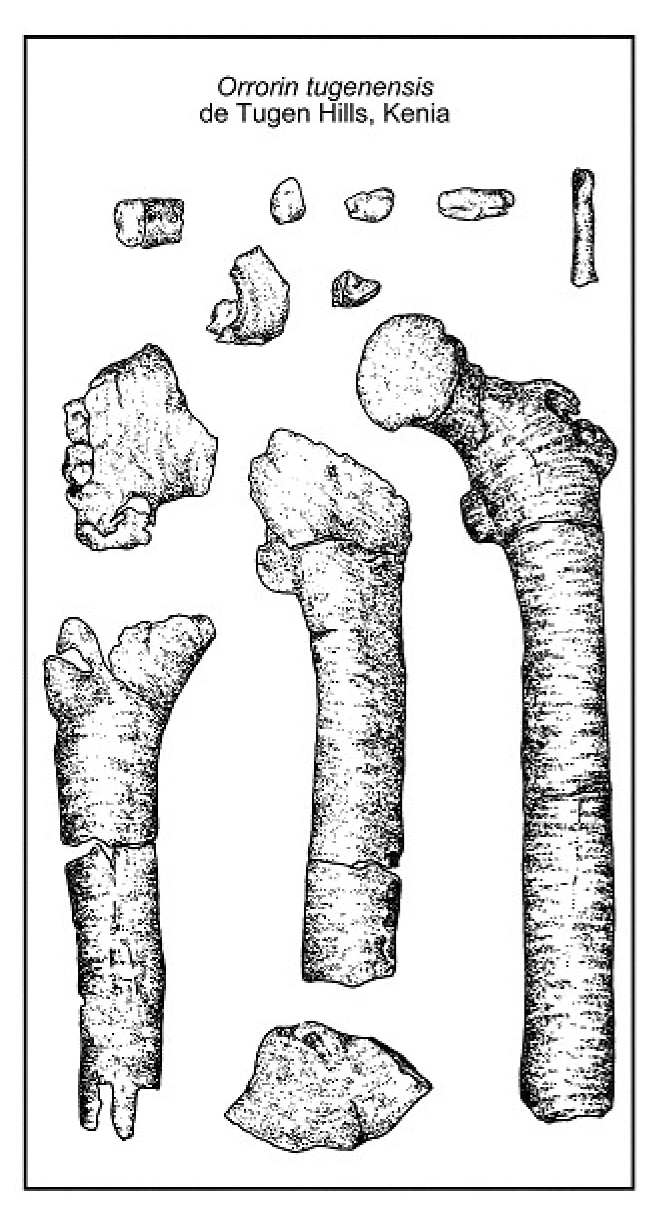


FIGURA 1.4. Restos esqueléticos de *Orrorin tugenensis*.

Mucho más completa que los anteriores es la muestra procedente del yacimiento de Aramis, en la región del Awash medio, en Etiopía (White *et al*., 2010). Este yacimiento, fechado en unos 4,4 millones de años, es bastante más reciente que los anteriores, pero todavía más antiguo que la más antigua evidencia de *Australopithecus*. El yacimiento de Aramis ha proporcionado numerosos restos (hasta 36 individuos) de la especie *Ardipithecus ramidus*, entre ellos el esqueleto parcialmente completo de una hembra joven. De acuerdo con el análisis del esqueleto, *Ardipithecus ramidus* debió de ser un pequeño homínido de no más de 50 kilos de peso y una estatura de unos 120 cm. Su cerebro apenas sobrepasaba los 300 gramos y era, por tanto, similar en tamaño al de un chimpancé. La dentición presentaba un esmalte delgado, como en gorilas y chimpancés. A diferencia de estos, sin embargo, los caninos eran de tamaño reducido, no solo en las hembras sino también en los machos. Por lo que respecta a su aparato locomotor, las manos mostraban unas falanges largas y curvadas, lo que indica un tipo de locomoción todavía asociada a la vida en los árboles. Asimismo, los pies presentaban un dedo gordo separado del resto de dedos y con capacidad prensil, como sucede en chimpancés y gorilas. Los brazos eran relativamente largos, lo que indica una buena capacidad para desplazarse de rama en rama. Junto a este cúmulo de características ligadas al bosque, algunos datos parecen apoyar que *Ardipithecus* era ya un homínido bípedo capaz de desplazarse en el suelo sobre sus dos pies. Es el caso de la pelvis, cuya parte superior presenta un aspecto más parecido a la de los homínidos posteriores que a la de chimpancés y gorilas. El *foramen magnum*, asimismo, presenta una posición más adelantada que en estos últimos, sugiriendo que la columna vertebral se situaba ya por debajo del cráneo y no a continuación de él. El registro fósil de *Ardipithecus* ha podido extenderse casi un millón de años atrás gracias al descubrimiento de una segunda especie, *A. kadabba*, en niveles fechados entre 5,2 y 5,8 millones de años de la región del Middle Awash, en Etiopía. Los autores del hallazgo de nuevo argumentan en base a algunos restos del pie que *Ardipithecus kadabba* era ya un homínido bípedo.

Más allá de los restos de *Sahelanthropus*, *Orrorin* y *Ardipithecus*, la primera evidencia de un homínido incontrovertiblemente bípedo procede de los yacimientos de Kanapoi y Allia Bay, a orillas del lago Turkana, en Kenia. Se trata de *Australopithecus anamensis*, fechado en unos 4 millones de años y la más antigua especie reconocible del género *Australopithecus* (fig. 1.5). Aunque hasta el momento no se han encontrado restos de la caja craneana de esta especie, sabemos que era ya una forma bípeda por el diseño de su tibia, ensanchada en su extremo anterior y muy similar a las de nuestro propio género. Este ensanchamiento de la parte superior de la tibia es característico de todos los homínidos bípedos, cuyas extremidades posteriores deben sostener todo el peso del cuerpo. Por el contrario, dado que chimpancés y gorilas practican un tipo de locomoción semicuadrúpeda sobre los nudillos, la parte superior de sus tibias es más delgada y dibuja una característica silueta en forma de «T». Los dientes de *Australopithecus anamensis* estaban dotados de un esmalte grueso, como es común a todas las especies de *Australopithecus*. Ahora bien, con respecto a las especies posteriores de este género, *Australopithecus anamensis* todavía mantiene algunos rasgos arcaicos. Así, las dos ramas de las mandíbulas discurren en paralelo, tal como se observa en las mandíbulas de los antropomorfos actuales. En homínidos posteriores, al acortarse la cara, las mandíbulas tienden a esbozar un diseño más en «V» que en «U», con ambas ramas divergiendo a partir de los caninos. Por el contrario, este es un carácter que vincula a *Australopithecus anamensis* con gorilas y chimpancés.

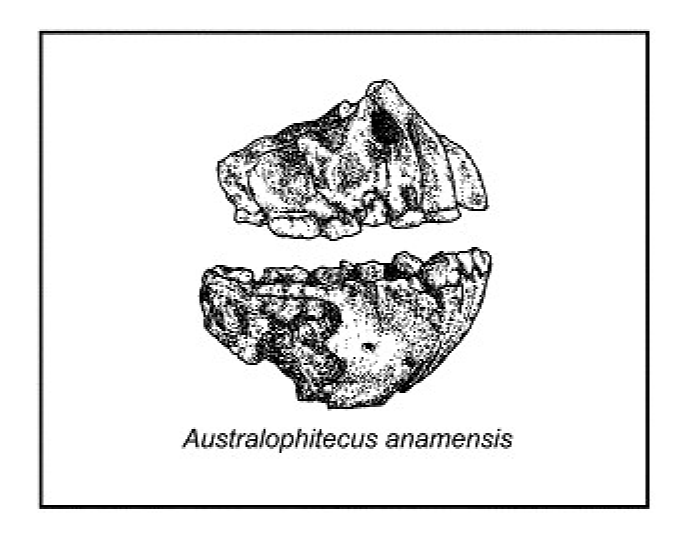

Australophitecus anamensis

FIGURA 1.5. Maxilar superior y mandíbula de *Australopithecus anamensis*.

¿Para qué sirve el bipedismo?

Así pues, tras un proceso que probablemente se inició hace unos 6 o 7 millones de años, hace algo menos de 5 millones de años encontramos en África homínidos plenamente bípedos cuyo tipo de locomoción era muy parecido al nuestro y diferente del de chimpancés y gorilas. Ahora bien, ¿qué presiones de selección motivaron tal cambio? ¿Por qué en un momento dado un grupo de homínidos desarrolló esta nueva adaptación locomotora? ¿Qué ventajas evolutivas pudo aportar la marcha bípeda?

Una primera consecuencia que no es irrelevante para un primate de dimensiones relativamente reducidas (como fueron los primeros homínidos bípedos) tiene que ver con el tamaño del cerebro. En la medida en que el cráneo se sitúa por encima de la columna vertebral y es sostenido por ella, se abre la posibilidad teórica de un aumento del volumen de este órgano sin las constricciones que impone en un vertebrado cuadrúpedo el desplazar el centro de gravedad hacia delante al aumentar el peso de la cabeza. De esta manera, el bipedismo ha sido uno de los primeros factores que ha permitido a los humanos desarrollar un cerebro de cerca de 1.500 gramos. Otra consecuencia importante del bipedismo fue la liberación de las manos, que adquirieron así una función básicamente manipuladora y no locomotora, como todavía sucede en nuestros hermanos antropomorfos. Con el tiempo, la liberación de las manos permitió el desarrollo de la pinza de precisión entre el pulgar y el resto de los dedos, así como la capacidad para elaborar objetos complejos, como fue el caso de las primeras herramientas líticas y el resto de los desarrollos culturales posteriores. Ahora bien, el aumento del tamaño del cerebro o la liberación de las manos son consecuencias positivas del bipedismo, pero probablemente no la causa de que este se seleccionase en el curso de la evolución humana. En términos adaptativos, serían lo que se conoce como exaptaciones, es decir, consecuencias derivadas de la adopción de una locomoción bípeda, pero que en principio no fueron seleccionadas directamente para las funciones que luego desarrollarían. Así

pues, podemos seguir preguntándonos por las causas que llevaron a la adopción de una locomoción bípeda por parte de un grupo de homínidos africanos.

En realidad, la eclosión del bipedismo ha contado desde hace muchos años con una interpretación que se ha hecho clásica y que tiene que ver con los cambios ambientales que se desarrollaron en África y en otras partes del globo hace entre siete y ocho millones de años. En ese momento se produjo un importante cambio en la estructura de la vegetación a nivel global, de manera que los árboles y arbustos (que utilizan la ruta fotosintética conocida como C_3) cedieron su dominio a las praderas herbáceas (que utilizan la ruta fotosintética conocida como C_4). Este cambio coincidió con un significativo enfriamiento global y con una nueva expansión de los hielos en la Antártida (y, tal vez también, por primera vez, en el Ártico). En África, este cambio se tradujo en una regresión de los bosques y una primera expansión de las sabanas, con toda su fauna asociada. En este contexto, el bipedismo habría nacido como una respuesta a las nuevas condiciones. La locomoción bípeda habría permitido a aquellos homínidos que se alejaron del bosque sobrevivir en el nuevo medio de la sabana. Entre otras cosas, la postura bípeda les habría permitido otear por encima de las altas hierbas y los matorrales que son dominantes en algunos ecosistemas africanos. Asimismo, en un contexto de progresiva deforestación, la adopción de una postura bípeda habría mitigado los efectos nocivos de una exposición prolongada a los rayos del sol, al reducir la superficie corporal expuesta verticalmente al mismo. Igualmente, en el contexto de migraciones estacionales que es común a buena parte de la fauna de la sabana actual, podemos imaginar que una locomoción bípeda obligada y no ocasional (como en el caso de los bonobos), habría favorecido asimismo la supervivencia de estos homínidos en un entorno cambiante, obligados a encontrar nuevos hábitats favorables y a desplazarse periódicamente. La locomoción bípeda habría aparecido como una respuesta eficaz a este régimen climático estacional.

Ahora bien, para otros autores esta sencilla explicación que liga el origen del bipedismo humano a la adaptación de la vida en la sabana no es exacta. Existen argumentos para pensar que la adopción del bipedismo se

produjo en un medio boscoso y no en la sabana. Así, el análisis detallado de la anatomía de Lucy por parte de Randall L. Susman indica que este homínido, a pesar de su bipedismo, muestra rasgos que lo vinculan todavía a una vida asociada al bosque. Por ejemplo, las falanges de manos y pies de *Australopithecus afarensis* eran curvadas, como ocurre en todos los primates que acostumbran a agarrarse a las ramas. Por otra parte, los primeros análisis de un esqueleto muy completo de *Australopithecus* encontrado por Ron Clarke en 1997 en el Miembro 2 de la clásica localidad sudafricana de Sterkfontein indican asimismo una vida más asociada al bosque que a la sabana. Aunque la extracción del esqueleto de Sterkfontein no ha sido completada, los pequeños huesos del pie de este esqueleto han proporcionado una información sorprendente. Al articular el primer metatarso con el correspondiente hueso del tarso (el llamado primer cuneiforme), Ron Clarke y Philip Tobias llegaron a la conclusión de que este debía formar con el resto de los dedos un ángulo más abierto de lo esperado para un homínido típicamente bípedo. En otras palabras, el *Australopithecus* del Miembro 2 de Sterkfontein presentaba un dedo gordo (o hálux) todavía abducido y separado del resto de los dedos del pie, reteniendo una función prensora parecida a la que se observa en chimpancés y gorilas. Para Clarke y Tobias, ello probaba que los primeros *Australopithecus* habrían llevado una vida fundamentalmente arborícola, ayudándose de sus manos y pies para subir a los árboles, tal como ocurre hoy en día en los antropomorfos vivientes.

Pero ha sido sobre todo Owen Lovejoy, miembro del equipo que describió a Lucy y los primeros *Australopithecus afarensis*, el que ha aportado los argumentos más incisivos a la hora de desligar el bipedismo del desarrollo de las praderas herbáceas. Para Lovejoy, el bipedismo, y la consiguiente liberación de las manos, se seleccionó por su papel en la estrategia reproductora de la especie. Según este autor, el nuevo tipo de locomoción debió permitir a los machos el acarreo de recursos suplementarios con los que mantener a las hembras y a sus crías, lo cual a su vez permitiría a estas procrear más asiduamente y aumentar la eficacia

reproductora de estos primeros homínidos. El bipedismo también habría permitido a las hembras cargar con sus crías mientras realizaban otras tareas en cooperación con los machos, como es la recolección de semillas.

Existen, además, otros argumentos que refuerzan los puntos de vista de Lovejoy, como por ejemplo la capacidad para escapar con las crías y así salvaguardarlas de los depredadores. Es sabido que para cualquier mamífero y, por supuesto, para cualquier primate, los elementos más expuestos a la depredación son precisamente las crías. En los primates cuadrúpedos y también en nuestros hermanos antropomorfos, a poco de nacer las crías pueden valerse por sí mismas y, por tanto, escapar de un posible depredador sin depender de la madre. Pero la liberación de las manos proporcionó un nuevo mecanismo de seguridad para las crías. Estas podían escapar entonces de los depredadores en brazos de sus madres o padres. Ello comportaría una mayor dependencia de los progenitores y un estrechamiento de la relación madre-hijo, favoreciendo el contacto continuado y los mecanismos de aprendizaje. Tal vez pudiera también comportar un estrechamiento de las relaciones entre los hermanos, lo que conllevaría la estructuración de grupos familiares.

De alguna manera, pues, en estas primeras etapas de locomoción bípeda, parece que tenemos unos homínidos anatómicamente partidos en dos, de manera que la evolución de cadera para arriba se disocia de la evolución de cadera para abajo. Cadera para arriba encontramos caracteres, como es la longitud relativa de los brazos o la forma de las falanges, que parecen asociados todavía a un hábitat boscoso. Por el contrario, de cadera para abajo, las piernas tienden a alargarse y a adoptar una marcha bípeda cada vez más eficaz.

La expansión de los primates bípedos en África: los australopitecinos

A partir de hace 3,5 millones de años, el rango geográfico de los *Australopithecus* se extiende por buena parte de África. Así, a partir de esa edad tenemos en África oriental a *Australopithecus afarensis*, al que ya nos hemos referido al hablar del esqueleto de Lucy. En la actualidad, el

extraordinario hallazgo de Lucy se ha complementado con diversos hallazgos posteriores, que permiten hacernos una idea más exacta de la anatomía de estos arcaicos australopitecinos. Por ejemplo, en 1992 salió a la luz en la Formación Hadar en Etiopía un cráneo relativamente completo, lo que permitió hacerse una idea de la anatomía craneal de *Australopithecus afarensis* (Kimbel *et al*., 1994). En contraste con lo que se supuso para Lucy, el nuevo cráneo reveló un individuo muy robusto, de cara grande y ancha, más corpulento y cerca de 30 cm más alto que la grácil Lucy. Esta diferencia en talla y robustez es probablemente una consecuencia del fuerte dimorfismo sexual que se encuentra en la especie *A. afarensis*, un fenómeno corriente en algunas especies de grandes antropomorfos, como orangutanes y gorilas. Como en el caso de Lucy, el nuevo cráneo presentaba rasgos avanzados que lo relacionaban con otros homínidos posteriores, como es la posesión de una arcada dentaria con ramas divergentes en «V» (más divergentes que en *A. anamensis* pero menos que en los representantes de nuestro género). Otros caracteres, por el contrario, recordaban todavía la condición que se encuentra en los chimpancés y otros antropomorfos vivientes, como es la presencia en el maxilar superior de un pequeño espacio vacío (o diastema) entre el canino y el segundo incisivo (se supone que para alojar un canino inferior relativamente desarrollado) o la forma de la cara, cóncava y con la zona maxilar donde se alojan los dientes fuertemente proyectada hacia delante (lo que se conoce con el nombre de prognatismo). La capacidad craneana de esta especie pudo estimarse en unos 480 cc, aunque probablemente el cráneo de Lucy, mucho más pequeño, rondase los 380 cc. Nuestro conocimiento de *A. afarensis* se incrementó notablemente en 2010 tras el descubrimiento en Woranso-Mille, en Etiopía, de un esqueleto parcial por parte del equipo de Yohannes Haile-Selassie, en depósitos fechados en torno a 3,58 millones de años. Este esqueleto, el más completo de esta especie desde el hallazgo de Johanson y su equipo, corresponde a un individuo de talla más grande, probablemente macho, y marca ciertas diferencias con respecto a Lucy. Así, la forma de las costillas, mucho mejor conservadas, indica que el tórax tendría una forma alargada y no cónica, más próxima a los homínidos posteriores del género *Homo* que al de los antropomorfos.

Hacia el oeste, el registro de *Australopithecus* se extiende hasta la República del Chad, gracias al hallazgo en la localidad de Bahr-el-Gazal de un pequeño fragmento de mandíbula que conservaba un incisivo, los dos caninos y los cuatro premolares (Brunet *et al*., 1995) (fig. 1.6). Los niveles de Bahr-el-Gazal han sido fechados entre 3 y 3,5 millones de años. Se trata, por tanto, de niveles más o menos coetáneos de los de la región de Afar donde se encontraron los primeros restos de *Australopithecus afarensis*. A pesar de la parquedad del material recogido, los autores del hallazgo observaron que el grado de molarización de los premolares era más avanzado que en esta última especie, mientras que los premolares presentaban tres raíces y no dos, como sucede en otras especies de *Australopithecus*. Ello les llevó a la conclusión de que se trataba de una especie diferente de *A. afarensis*, para la que propusieron el nombre de *Australopithecus bahrelgazali*. En cualquier caso, se trate o no de una especie diferente, lo cierto es que hace algo más de 3 millones de años los *Australopithecus* ocupaban también lo que hoy es la zona central de África.

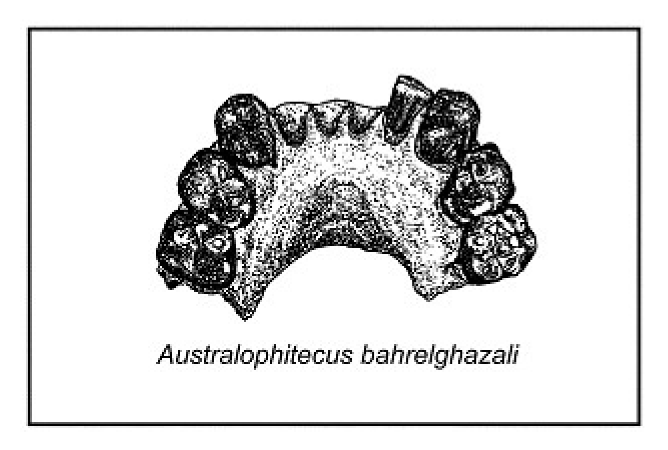


FIGURA 1.6. Fragmento mandibular de *Australopithecus bahrelgazali*, procedente del Chad.

Hacia el sur, el registro de *Australopithecus* se extiende hasta Sudáfrica. Como hemos visto, fue allí donde el médico Raymond Dart reconoció la primera especie de este género, el *Australopithecus africanus*. Tras el hallazgo del primer cráneo infantil en 1924, en la década de 1930 y 1940 nuevos restos de esta especie aparecieron en depósitos cársticos de los alrededores de Johannesburgo, destacando especialmente los de la cueva de

Sterkfontein. Es el caso del cráneo Sts-5, desenterrado en los años cuarenta del siglo pasado y uno de los más completos que se conoce. Este cráneo muestra una arquitectura más grácil que *A. afarensis*, con un prognatismo menos acusado y pómulos más reducidos. Ello sugiere que la especie sudafricana presenta unos caracteres más derivados hacia la línea del género *Homo* que la especie de Hadar. Asimismo, *A. africanus* presenta unos caninos más reducidos que *A. afarensis*, mientras que los premolares y los molares eran más grandes. Por el contrario, el volumen del cerebro arroja valores muy similares a los de la especie de África oriental, en torno a 440 cc. El resto del esqueleto debió de ser bastante parecido al de *A. afarensis*, aunque los miembros anteriores de *A. africanus* parecen haber sido comparativamente más largos, un rasgo que indicaría una mayor capacidad para trepar a los árboles. *Australopithecus africanus*, por tanto, muestra una serie de caracteres que lo hacen diferente de *A. afarensis*. Ello no es de extrañar, si tenemos en cuenta la gran distancia que media entre Sudáfrica y países como Etiopía, Kenia o Tanzania. También se ha de tener en cuenta que el rango temporal de *Australopithecus africanus* (entre 3 y 2,5 millones de años) es algo más reciente que el de *Australopithecus afarensis* (entre 3,5 y 3 millones de años).

Los parántropos

¿Cuál fue la evolución posterior de *Australopithecus*? A partir de 2,6 millones de años atrás se produce un nuevo *tour de force* en la evolución de los homínidos africanos. En ese momento, por razones que todavía no tenemos claras, los hielos se expanden por el Ártico, hasta entonces libre de ellos. Por primera vez desde hacía 200 millones de años, el planeta entra en una nueva era glacial que afecta tanto al Polo Norte como al Polo Sur. Hace 2,6 millones de años se inicia el avance de los hielos permanentes sobre Groenlandia, mientras que en el sur los glaciares se expanden sobre la parte occidental de la Antártida (la parte oriental de la Antártida ya estaba helada desde hacía 30 millones de años). Después de esta primera glaciación, todo el planeta, y muy especialmente su hemisferio norte, se verá afectado por una alternancia de pulsos glaciales que comportarán una sucesión de fases

templadas y frías. Cada 41.000 años, coincidiendo con un mínimo en la inclinación del eje terrestre (lo que se conoce como oblicuidad de la órbita), se producirá una nueva extensión de las masas de hielo, las cuales a su vez entrarán en regresión unos 20.000 años después (y así sucesivamente). La influencia de esta sucesión de fases glaciales e interglaciales se dejó sentir severamente en las latitudes medias y altas, que experimentaron una importante regresión de los bosques templados, sustituidos por una estepa fría parecida a la que hoy encontramos en amplias regiones de Siberia. El importante avance de los hielos en el hemisferio norte tuvo también su efecto sobre los ecosistemas africanos. Así, en el África oriental se produjo una importante migración de los bosques hacia las zonas ecuatoriales, con extensión de las sabanas hacía el norte y hacia el sur. Este cambio del clima dio lugar a inviernos más fríos y veranos más tórridos y calurosos. Gramíneas y acacias pasaron a dominar el paisaje habitual de los *Australopithecus*, donde antes habían predominado las masas boscosas.

Estos cambios ambientales tendrán una profunda influencia en la evolución de los autralopitecinos, de manera que un grupo de ellos tenderá a desarrollar nuevas adaptaciones como respuesta a la extensión de la sabana. En particular, lo que se observa a partir de ese momento es su adaptación a una dieta mucho más dura y fibrosa, menos omnívora que la de los *Australopithecus* y basada sobre todo en vegetales. Esta nueva dieta debió de estar básicamente constituida por semillas, nueces y tal vez hasta raíces, a medida que los bosques entraban en regresión. Como respuesta a este tipo de dieta, surge un nuevo tipo de homínidos, los parántropos, los cuales, aunque claramente relacionados con los *Australopithecus*, muestran claras diferencias con respecto a ellos, sobre todo en lo referente al cráneo. Los clientes masticadores, esto es, premolares y molares, se hacen cada vez más grandes y se dotan de una gruesa capa de esmalte dentario. A su vez, los premolares se «molarizan», es decir, se hacen más grandes y adquieren aspecto de molar, a fin de contribuir a la trituración del alimento, mientras que los verdaderos molares se hacen progresivamente más grandes de delante hacia atrás (el tercero más grande que el segundo, y el segundo más grande que el primero).

Este imponente aparato dentario debe ser sostenido por unas grandes mandíbulas, las cuales, a su vez, necesitarán de una poderosa musculatura y de unas amplias superficies de inserción muscular. A consecuencia de la importancia adquirida por la musculatura mandibular en este grupo, la cara se alarga y los pómulos se proyectan hacia delante, a fin de dejar espacio para unos grandes músculos temporales (llamados así porque se fijan en los huesos temporales del cráneo). La consecuencia es una cara larga y plana, de pómulos anchos y aplanados. Pero ello no será suficiente, de manera que en los parántropos, como ocurre en los actuales gorilas, observamos que esta potente musculatura temporal invade toda la bóveda craneana, haciendo incluso necesario el desarrollo de una cresta, la cresta sagital, que recorre verticalmente la parte posterior del cráneo y que permite ampliar la superficie de inserción de esta musculatura (fig. 1.7). Como en los gorilas, este carácter estaba presente únicamente en los machos pero no en las hembras, ya que, de nuevo como en los gorilas, los parántropos mostraban un elevado grado de dimorfismo sexual, con machos que podían pesar unos 45 kilos y hembras mucho más pequeñas que no llegarían a más de 30 kilos. El aumento de talla que se observa en los parántropos tiene su correlato en un ligero aumento de la capacidad craneana, que se sitúa alrededor de los 500 cc.

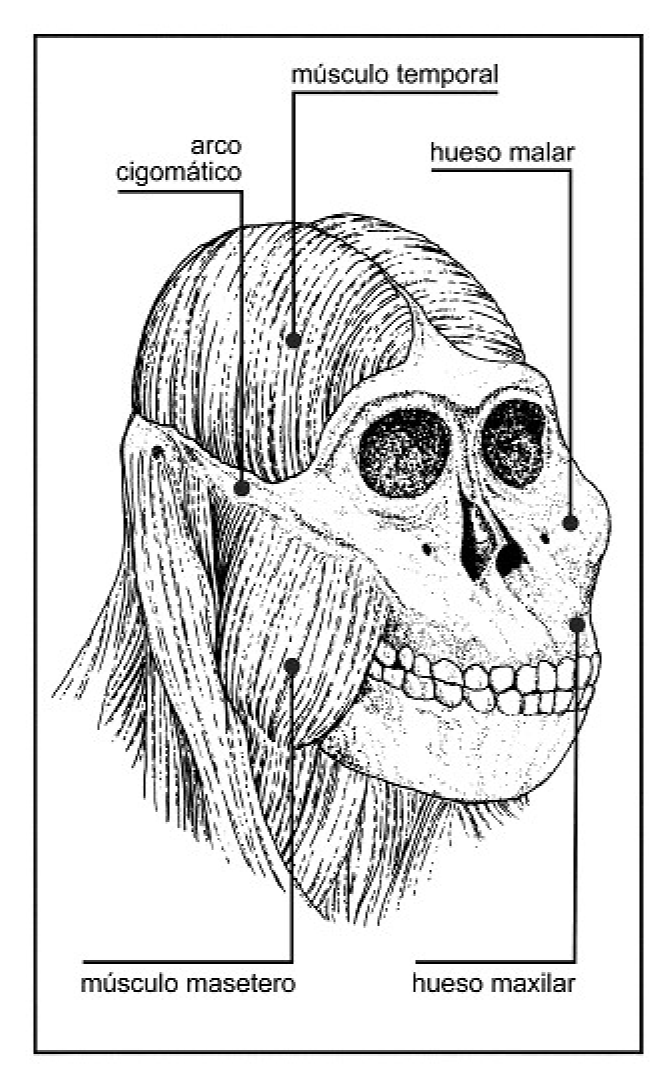


FIGURA 1.7. Aparato masticador hipertrofiado de *Paranthropus*.

El resto más antiguo de *Paranthropus* (género que agrupa a todas las especies de parántropos) corresponde a un cráneo relativamente bien conservado descubierto en 1985 por el equipo de Richard Leakey y Alan Walker en la localidad de Lomekwi, al oeste del lago Turkana. Fue asignado a la especie *Paranthropus aethiopicus*, una forma hasta entonces mal conocida y que había sido previamente definida en el valle del río Omo, en Etiopía. Está fechado en torno a hace 2,5 millones de años, justo en el momento en que las primeras glaciaciones se extienden por el hemisferio norte. Este cráneo, denominado «cráneo negro» por su pátina oscura (debida a alteraciones químicas de los sedimentos que lo preservaron hasta nuestros días), presenta ya los rasgos típicos de un *Paranthropus*,

como es la presencia de una prominente cresta sagital. Además, aunque su dentición se ha perdido, las raíces todavía incluidas en sus alvéolos hablan de unos grandes molares, similares a los observados en otros parántropos. Ahora bien, a pesar de sus características derivadas en la dirección de los parántropos, el cráneo negro presenta un conjunto de rasgos arcaicos que recuerdan todavía a *Australopithecus afarensis*. Así, la cara es muy prognata pero relativamente corta y de perfil cóncavo, y no larga y aplanada como en otras especies de *Paranthropus*. Su capacidad cerebral es baja (unos 410 cc) y el cráneo alargado, recordando de nuevo en este aspecto a *Australopithecus afarensis*.

Como en el caso de *Australopithecus*, el rango geográfico de *Paranthropus* se extiende también hasta Sudáfrica, donde el paleontólogo Robert Broom encontró en 1938 los primeros restos de este género, erigiendo para ellos la especie *Paranthropus robustus*. De acuerdo con los especímenes de esta especie encontrados en los yacimientos de Swartkrans, Kromdraai y Drimolen, todos ellos en el entorno de Johannesburgo, *Paranthropus robustus* presentaba grandes molares de esmalte muy grueso, potentes mandíbulas y cráneos dotados de una prominente cresta sagital. Su capacidad craneana se situaba entre 500 y 550 cc, estando sujeta a un claro dimorfismo sexual. La altura estimada de los machos era de aproximadamente 130 cm, en tanto que las hembras debían alcanzar los 110 cm.

Mientras tanto, en África oriental, *Paranthropus aethiopicus* dio lugar a partir de hace 2,2 millones de años a una forma claramente más derivada, *Paranthropus boisei*. Es en esta especie donde la tendencia a desarrollar grandes molares llega a su máximo, alcanzando proporciones jamás vistas en otro homínido. El cráneo de *Paranthropus boisei* es asimismo el más especializado de todos los parántropos, con una cara alta y muy verticalizada, de perfil prácticamente convexo en lugar de cóncavo y pómulos anchos y muy adelantados. Su capacidad craneana es relativamente grande para un parántropo, entre 475 y 550 cc. *Paranthropus boisei*, el último de los parántropos, persistirá hasta hace unos 1,2 millones de años, tal como lo atestiguan los restos de Chesowanja en Kenia y Peninj

en Tanzania, extinguiéndose a continuación, tal vez debido a la competencia ejercida por otro tipo de homínidos que por aquel entonces poblaban África oriental.

La primera humanidad

Pero la aparición de los párantropos no fue la única consecuencia que comportó para la evolución de los homínidos el cambio climático de hace 2,6 millones de años. Otro grupo de *Australopithecus* desarrolló un tipo de adaptación muy diferente a la de estos últimos. Este segundo grupo mantuvo la gracilidad de sus antepasados y en él no se observa la tendencia a la robustez típica de *Paranthropus*. Por el contrario, el cerebro se agranda significativamente. En un corto lapso de tiempo, la capacidad craneana pasa de 400-500 cc a situarse en torno a los 600-800 cc. Existe un consenso generalizado para asumir que este aumento del volumen cerebral marca el inicio de nuestro propio género, el género *Homo*. A ello ha contribuido que sea en este momento cuando se registran en África los primeros instrumentos líticos, consistentes en cantos retocados que corresponden a la cultura Olduvayense o, en términos más generales, al Modo 1. Este aumento del tamaño del cerebro muy probablemente se corresponde con un cambio en la dieta, que pasa a depender en una alta proporción del consumo de carne. Esta carne sería accesible para estos primeros representantes de nuestro género gracias a los cadáveres semiconsumidos de presas abatidas por los grandes carnívoros en la sabana. Las lascas y otros utensilios del Modo 1 serían utilizados para descarnar los huesos y para acceder a otras partes blandas, como los sesos, la médula o el tuétano, de alto valor nutritivo.

Los restos más antiguos de nuestro género se encuentran en sedimentos fechados en torno a 2,3 y 2,4 millones de años, a lo largo de un amplio segmento de África oriental que incluye Etiopía, Kenia y Malawi. Estos primeros restos, muy fragmentarios, han sido atribuidos a dos especies diferentes, *Homo habilis* y *Homo rudolfensis*. De las dos, *Homo habilis* es la mejor conocida y la que presenta un rango geográfico más amplio. La especie *Homo habilis* fue establecida en 1964 por Louis Leakey,

Philip Tobias y John R. Napier en base a una mandíbula, una calota craneana y algunos restos esqueléticos (que incluían parte de un pie), procedentes de la Capa 1 de la garganta de Olduvai, en Tanzania. La capacidad craneana era de unos 675 cc, superior a la de los *Australopithecus* conocidos hasta entonces. Los dientes de *Homo habilis* eran también diferentes de los de *Australopithecus*. Así, los premolares eran pequeños y redondeados y aunque persistía la misma polaridad de tamaño creciente de los molares (el tercero más grande que el segundo, el segundo más grande que el primero), estos eran de tamaño reducido y esmalte más delgado. Desgraciadamente, este primer hallazgo de *Homo habilis* no incluía la cara. Sin embargo, en los años posteriores, nuevos hallazgos permitieron definir de una manera más precisa a este primer representante de nuestro género. En 1968, de nuevo en la Capa 1 de Olduvai apareció un nuevo cráneo, OH 24 (u Olduvai Hominid 24), el cual, una vez restaurado, proporcionó información sobre la cara y otros detalles del cráneo. La capacidad craneana era de unos 600 cc, inferior al ejemplar de 1964, pero de nuevo superior a la de cualquier *Australopithecus*. Lo más sorprendente de OH 24, sin embargo, fue que, aparte de su capacidad craneana, la forma de la cara, baja y cóncava, recordaba en muchos aspectos a la de *Australopithecus africanus*. Las concomitancias entre *Homo habilis* y *Australopithecus* van más allá de su anatomía facial, afectando también al esqueleto. Así, en 1987 Don Johanson y Tim White dieron a conocer el hallazgo en la Capa 1 de Olduvai de un esqueleto parcialmente completo que ellos atribuyeron a *Homo habilis*. El esqueleto, conocido como OH 62, incluía un paladar, fragmentos del cráneo, restos del húmero y del radio, parte del fémur y de la tibia, así como otras piezas menores. El análisis de OH 62 demostró que la proporción entre brazos y piernas era muy parecida a la de *Australopithecus afarensis*, con miembros anteriores relativamente más largos que en otras especies posteriores. Ello parece indicar que *Homo habilis* todavía retenía las capacidades arborícolas de sus antepasados australopitecinos. Mientras que los restos de la Capa 1 de Olduvai se sitúan en torno a 1,9 millones de años, el rastro de *Homo habilis* se ha podido seguir en Kenia y Etiopía hasta cerca de 2,4 millones de años atrás.

La segunda especie arcaica del género *Homo*, *H. rudolfensis*, presenta caracteres bastante diferentes de *H. habilis*. Peor conocida que la anterior, la pieza que nos ha proporcionado mayor información sobre ella es un cráneo bastante completo, que responde a la sigla KNMER 1470, descubierto en 1972 por el equipo de Richard Leakey a orillas de lago Turkana, en Kenia. Lo más notable de este cráneo, que conserva buena parte de la cara y todo el neurocráneo (la parte del cráneo que aloja el cerebro), es su capacidad craneana, de más de 750 cc, notablemente mayor que la de los restos atribuidos a *Homo habilis* (en torno a 650 cc). La cara es plana y muy alargada, diferente de la de los representantes posteriores del género *Homo*. Con respecto a la dentición, aunque al cráneo ER 1470 le faltan los dientes, la forma y dimensiones de los alvéolos dentarios indican una dentición robusta, más próxima a la de los *Australopithecus* (e, incluso, los parántropos) que a la del propio *Homo habilis*. La edad de KNM-ER 1470 se sitúa en torno a los 1,9 millones de años pero, de acuerdo con un fragmento de mandíbula procedente de Malawi, el rango temporal de *H. rudolfensis* puede extenderse hasta hace casi 2,4 millones de años (Schrenk *et al*., 1993).

Así pues, hace entre 2,4 y 2,3 millones de años se produce la eclosión de un nuevo tipo de homínido, representado por una o dos especies (algunos autores consideran que *Homo habilis* y *Homo rudolfensis* corresponden en realidad a una misma especie). Ahora bien, ¿dónde se encuentran las raíces del género *Homo*? ¿A partir de qué especie de australopitecino se desarrolló? Aunque hoy por hoy no existe una respuesta definitiva a estas preguntas, a lo largo de las últimas décadas se han propuesto varios candidatos potenciales. En el caso de *Homo rudolfensis*, la publicación en 2001 de un nuevo cráneo procedente de la Formación Lomekwi (Kenia) por parte de Meave G. Leakey y otros colaboradores ofreció una versión aventurada sobre su origen. El cráneo, aunque formado por múltiples fragmentos y muy deformado en su parte posterior, presentaba una asociación de caracteres inédita para un fósil cuya edad se cifró 3,5 millones de años. Muchos de estos caracteres eran muy arcaicos y congruentes con un fósil contemporáneo de *Australopithecus afarensis*, como era su baja capacidad craneana y su pequeño canal auditivo externo.

Por el contrario, lo que sorprendió a los autores del hallazgo fue el aspecto de su cara, plana y proyectada anteriormente por debajo del orificio nasal, con pómulos altos y aplanados. Dada esta particular asociación de caracteres, los descubridores del cráneo de Lomekwi decidieron erigir un nuevo género y especie, *Kenyanthropus platyops*, para el nuevo hallazgo. Ahora bien, según los firmantes del artículo, la morfología facial de *Kenyanthropus* recordaba la de otras formas más recientes como el cráneo ER-1470, asignado a *Homo rudolfensis*. Por tanto, a pesar de ser cerca de un millón y medio de años más reciente, las raíces de *Homo* (o *Kenyanthropus*) *rudolfensis* habría que rastrearlas 3,5 millones de años atrás, en pleno apogeo de *Australopithecus afarensis*. Ahora bien, a pesar de su cara aplanada y prognata, existen otros caracteres que permiten diferenciar *Kenyanthropus platyops* de *Homo rudolfensis*, como es su dentición de reducido tamaño (más incluso que la de *A. afarensis*), que casa mal con la supuesta dentición de ER-1470, mucho más robusta.

Por otra parte, en 1999, Tim White y su equipo describieron una nueva especie de *Australopithecus, A. gahri*, que, para ellos, ocuparía una posición intermedia entre *Australopithecus afarensis* y las primeras especies del género *Homo* (Asfaw *et al*., 1999). El hallazgo, realizado en la localidad de Hata Bouri, en Hadar (Etiopía), incluía numerosos restos poscraneales pero también un fragmento craneal que incluye buena parte del neurocráneo y del paladar (fig. 1.8). La cara de *A. ghari* presenta una morfología más arcaica que la de *A. africanus* y las formas primitivas del género, más próxima en este sentido a la de su probable antecesor *A. afarensis*. De este último, sin embargo, se diferencia por algunos caracteres más avanzados que afectan a la dentición, y que indicarían una cierta tendencia a desarrollar molares grandes y gruesos. Su capacidad craneana es baja, habiendo sido estimada en unos 450 cc. Como comentaban Tim White y su equipo, *A. ghari* se sitúa en el lugar adecuado y en el momento preciso para ser considerado como el antepasado directo de los primeros representantes de nuestro género. Curiosamente, a pocos kilómetros de Hata Bouri, en Gona, se ha encontrado la más antigua evidencia de instrumentos líticos, fechados en unos 2,5 millones de años. ¿Quién fue el autor de las herramientas de Gona? De acuerdo con Tim White, *Australopithecus gahri*

casaría como el perfecto candidato para ser el autor de las mismas, dada la coincidencia cronológica y geográfica entre Hata Bouri y Gona. Esta asunción se ve reforzada por el descubrimiento de marcas de descarnamiento sobre algunos de los huesos de la fauna acompañante de *Australopithecus gahri*. Las marcas de descarnamiento aparecen como una serie de incisiones paralelas que se observan en aquellos huesos que han sido descarnados mediante algún tipo de útil cortante. Así pues, si se confirmase la autoría de esta especie en lo que respecta a la industria lítica de Gona y a las incisiones observadas en los huesos de Hata Bouri, tendríamos que la capacidad para elaborar instrumentos líticos habría precedido a la expansión cerebral que se detecta en los primeros representantes del género *Homo*.

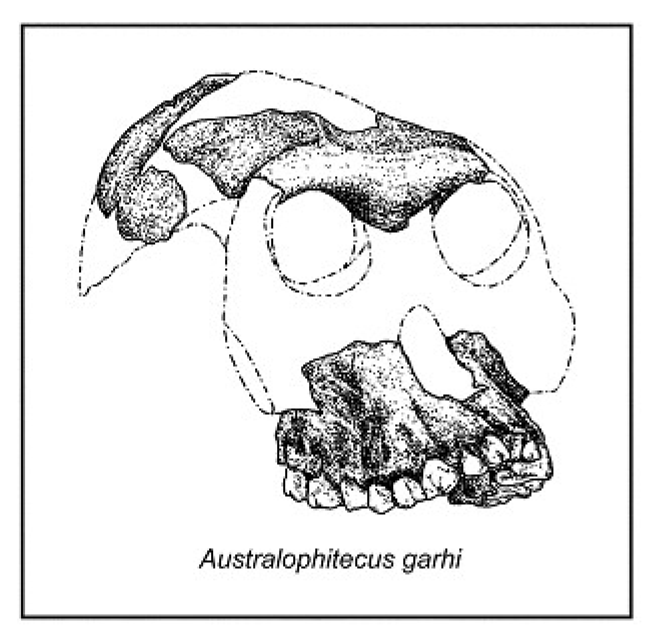


FIGURA 1.8. Restos craneales de *Australopithecus gahri*, procedentes de la localidad de Hata Bouri, en Etiopía.

En 2010, un nuevo candidato a antepasado directo de *Homo* ha saltado a la palestra. Se trata de una nueva especie de *Australopithecus*, *A. sediba*, encontrado por el equipo de Lee Berger, de la Universidad de Witwatersrand, en Johannesburgo, en una cavidad cárstica a unos 50 kilómetros al norte de esta ciudad (Berger *et al.*, 2011). El hallazgo está compuesto por dos esqueletos parciales pertenecientes a una mujer joven de

unos veinte años y a un adolescente de unos doce años, este último representado por un cráneo en excelente estado de conservación que revela a un *Australopithecus* próximo a *Australopithecus africanus* pero con caracteres más derivados. La forma de la cara recuerda a la de *Homo habilis*, pero la capacidad del cráneo, aunque algo más elevada que la de sus predecesores, es todavía pequeña, en torno a los 420 cc. Los brazos y, sobre todo la mano, indican una buena aptitud para trepar por los árboles. Los dedos son más cortos que en otras especies y el pulgar es más largo, lo que, según sus descubridores, habría habilitado a *Australopithecus sediba* para fabricar herramientas. La pelvis del ejemplar femenino es ya parecida a la que se encuentra en las formas evolucionadas de *Homo*, mientras que los huesos del pie muestran una mezcla de caracteres arcaicos y derivados. *Australopithecus sediba*, por tanto, estaría bien adaptado tanto para deambular por la sabana como para desenvolverse entre los árboles. En este sentido, esta especie aparecería como el perfecto eslabón intermedio entre *Australopithecus africanus* y los primeros representantes del género *Homo*. El problema es que los restos de *Australopithecus sediba* están fechados en unos 1,9 millones de años y son, por tanto, cerca de medio millón de años más recientes que los primeros *Homo* de África oriental. Incluso, como veremos en la siguiente sección, esta especie de *Australopithecus* sería coetánea de los primeros representantes de nuestro género que salieron de África. Ahora bien, lo que sí es posible es que el hipotético antepasado de estos primeros *Homo* fuese una forma muy próxima a *Australopithecus sediba*, aunque cronológicamente anterior.

Las evidencias de la primera humanidad: Dmanisi

Curiosamente, las evidencias más completas sobre la anatomía y modo de vida de esta primera humanidad no proceden de África sino que se sitúan fuera de este continente, al sur del Cáucaso. Así, la localidad georgiana de Dmanisi ha proporcionado el conjunto más completo de homínidos correspondiente a una forma que apenas sobrepasa a *Homo habilis* en la mayor parte de sus caracteres (Vekua *et al*., 2002). Se trata de la primera dispersión humana más allá de África. Hasta el momento, en este

extraordinario yacimiento, además de una variada fauna de grandes y pequeños mamíferos, se han extraído los restos de varios homínidos, correspondientes todos ellos a una misma población, incluyendo cinco cráneos más o menos completos, cuatro mandíbulas, un fémur, una tibia, un peroné, varios húmeros, vértebras, costillas y diversos huesos de la mano y el pie pertenecientes a un individuo juvenil y a otros tres individuos adultos (Lordkipanidze *et al*., 2007).

Los homínidos de Dmanisi, asignados a la especie *Homo georgicus*, presentaban una baja capacidad craneana, oscilando entre los 775 cc de la calota D2280 y los 600 cc del cráneo D2700 (fig. 1.9). Se trata de valores que se encuadran dentro de los límites de variabilidad de las poblaciones más arcaicas de *Homo*, como *Homo habilis* y *Homo rudolfensis*. De acuerdo con el cráneo D2700, uno de los mejor conservados del conjunto, estos primeros pobladores de Eurasia mostraban una cara baja y cóncava, caracterizada a nivel del maxilar por un acusado prognatismo, lo que confiere a esta parte del cráneo un perfil cóncavo y no convexo como en otros homínidos posteriores. Se trata de individuos pequeños, de talla reducida, tal como lo demuestra el cráneo D2700, apenas 15 cm de un extremo a otro del cráneo. Aunque la dentición era, en general, reducida, mostraban unos caninos relativamente grandes y prominentes. Una nueva mandíbula, aparecida en el año 2000, permitió hacerse una idea más clara de la variabilidad poblacional en la población de Dmanisi. Esta segunda mandíbula estaba más completa que la primera del año 1991 y mostraba una serie de características que la hacían muy diferente de la anterior. Así, esta mandíbula excedía el tamaño de los más grandes ejemplares atribuidos al género *Homo*, como la mandíbula 3 del yacimiento norteafricano de Ternifine (o Tighenif), de unos 700.000 años de antigüedad, convirtiéndose así en el resto más grande de este tipo atribuido a nuestro género. Las ramas mandibulares eran muy altas, mostrando que su poseedor debía haber presentado una cara asimismo muy alta: la altura de las dos ramas ascendentes era de casi 10 cm. Por otra parte, a pesar de su acusado desgaste, fue posible comprobar que los incisivos habían sido de tamaño muy pequeño, especialmente los centrales. A su vez, los caninos habrían sido comparativamente grandes, a juzgar por sus potentes raíces. En cuanto

a los premolares, a pesar de que solo se conservaban en buen estado los primeros, fue posible observar que estos mostraban dos raíces en lugar de una, un carácter ciertamente muy arcaico. Los molares eran grandes y masivos, de esmalte grueso (cerca de 2 mm de grosor en algunos puntos). Pero lo más sorprendente fue la polaridad de tamaño de estos molares: el tercer molar, muy grande, sobrepasaba en talla al segundo, el cual a su vez estaba más desarrollado que el primero.

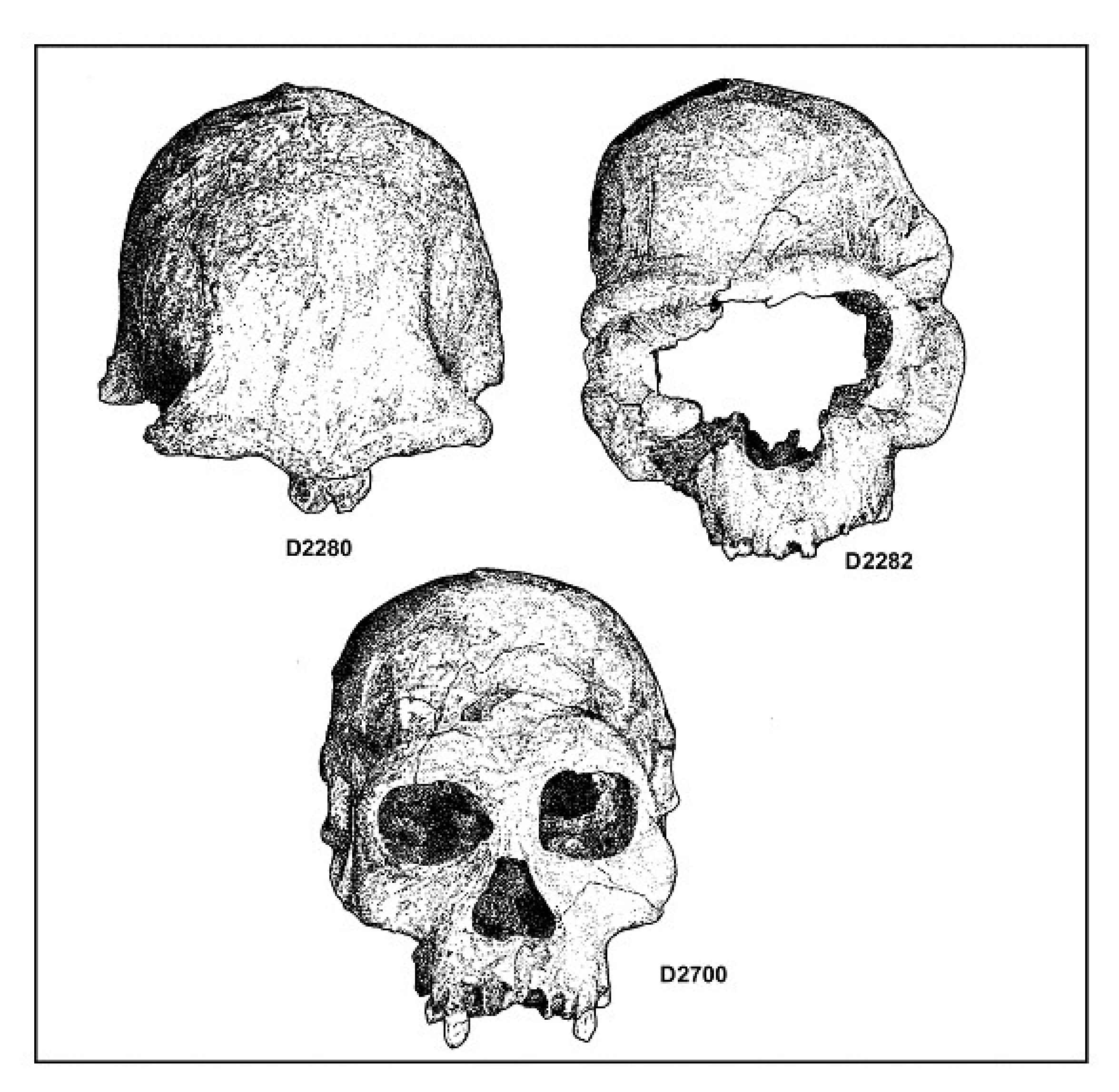


FIGURA 1.9. Cráneos D2280, D2282 y D2700 correspondientes a *Homo georgicus*.

Esta mezcla de caracteres, entre arcaicos y otros más derivados hacia las especies posteriores del género *Homo*, se observa asimismo a nivel del esqueleto apendicular. Del análisis de las diversas partes esqueléticas encontradas (varios húmeros, fémur, tibia, peroné, diversos huesos de la mano y del pie) se deduce que los homínidos de Dmanisi fueron individuos de pequeña talla, de entre 40 y 50 kilos y una estatura que se situaría entre los 140 y 150 cm. De cintura para arriba, diferían de las especies posteriores del género *Homo* en una serie de caracteres arcaicos, como es la posición de la cavidad glenoidea del omóplato o la ausencia de torsión en la cabeza del húmero, siendo comparables en este sentido a los australopitecinos. En la mayor parte de representantes del género *Homo*, nosotros incluidos, la cabeza del húmero presenta una típica torsión que hace que las palmas de nuestras manos miren más bien hacia el cuerpo. Ello no sucede ni en chimpancés ni en gorilas, ni tampoco en los australopitecinos y las formas arcaicas de *Homo*, en donde las manos tienden a mirar hacia delante. Es posible que esta característica se relacione con una mejor aptitud para vivir en los árboles, y que esta interpretación sea extensible también a los homínidos de Dmanisi. Ahora bien, si observamos su anatomía de cintura para abajo, el panorama es muy diferente. Así, el fémur es relativamente largo, de manera que la proporción entre brazos y piernas es ya típicamente «moderna», comparable a la nuestra y la mayor parte de especies del género *Homo*. Asimismo, el pie muestra un arco bien desarrollado, una característica que ya se encuentra en los representantes de *Homo habilis*.

Ahora bien, la mayor sorpresa proporcionada por el yacimiento de Dmanisi y que arroja una nueva luz sobre el comportamiento de estos arcaicos integrantes de la primera humanidad se produjo durante las campañas de 2003 y 2004. En esos años, y de manera consecutiva, salió a la luz un nuevo cráneo con su correspondiente mandíbula (siglas D3444 y D3900, respectivamente). Este cráneo no difería sustancialmente de los anteriores, aunque se trataba de un individuo plenamente adulto. Su capacidad cerebral era igualmente pequeña, en torno a los 650 cc y por regla general, presentaba características similares a los anteriores. Ahora bien, a diferencia de ellos, el nuevo cráneo y su mandíbula carecían de dientes (excepto un resto de incisivo en la mandíbula). El individuo,

probablemente senil o enfermo, había perdido sus dientes hacía algunos años, de manera que los alvéolos dentales habían desaparecido, obliterados por el hueso, un carácter muy patente en la mandíbula, de una extraordinaria delgadez (Lordkipanidze *et al*., 2005). Un fenómenos semejante se había notado en el cráneo de la Chapelle-aux-Saints, en Francia. Pero este cráneo correspondía ya a un neandertal datado en poco más de 50.000 años, cuya capacidad cerebral era ya similar a la nuestra. Por el contrario, el individuo desdentado de Dmanisi correspondía a una población de hace 1,7 millones de años y cuyo cerebro apenas excedía en algo más de 200 cc al de un chimpancé. En ausencia de frutos y ante la necesidad de mantener una dieta con una fuerte componente cárnica, ello indica que el individuo senil de Dmanisi fue alimentado activamente por el grupo y mantenido con vida durante dos o más años. En el contexto de las duras condiciones de vida de los homínidos de principios del Pleistoceno, ¿qué sentido biológico tenía mantener a un individuo que no podía valerse por sí mismo y que ya había cumplido con sus funciones reproductoras? No lo sabemos, pero, en cualquier caso, Dmanisi demuestra que el comportamiento cooperativo estaba ya enraizado en los orígenes mismos del género humano hace cerca de dos millones de años.

La segunda humanidad

Desde el sur del Cáucaso, esta primera humanidad inició un largo trayecto que le llevaría, en muy poco tiempo, a los confines del Asia tropical, a miles de kilómetros de distancia. Efectivamente, muy poco después, o casi al mismo tiempo que Dmanisi, encontramos posibles evidencias físicas y culturales de esta presencia humana en lugares tan remotos como Java o el interior de China. Es el caso de los yacimientos de Modjokerto en Java o Longgupo, en China (Swisher *et al*., 1994; Wanpo *et al*., 1995), fechados en casi 1,8 millones de años. Durante este recorrido, los arcaicos homínidos de Dmanisi sufrieron una profunda transformación. Su cerebro se agrandó hasta sobrepasar los 800 cc. La bóveda craneana se alargó, al tiempo que sobre las órbitas oculares se desarrollaron unas gruesas estructuras óseas, llamadas arcos superciliares, que debieron de actuar como una especie de

visera sobre los ojos. Este nuevo tipo de homínido, diferente del anterior, es conocido como *Homo erectus* y su registro se perpetúa en Asia hasta hace menos de 100.000 años (fig. 1.10).

Con respecto a África, en torno a hace unos 1,6 millones de años también encontramos los restos de un nuevo tipo de homínido, *Homo ergaster*, que recuerda en muchos aspectos al asiático *Homo erectus*.

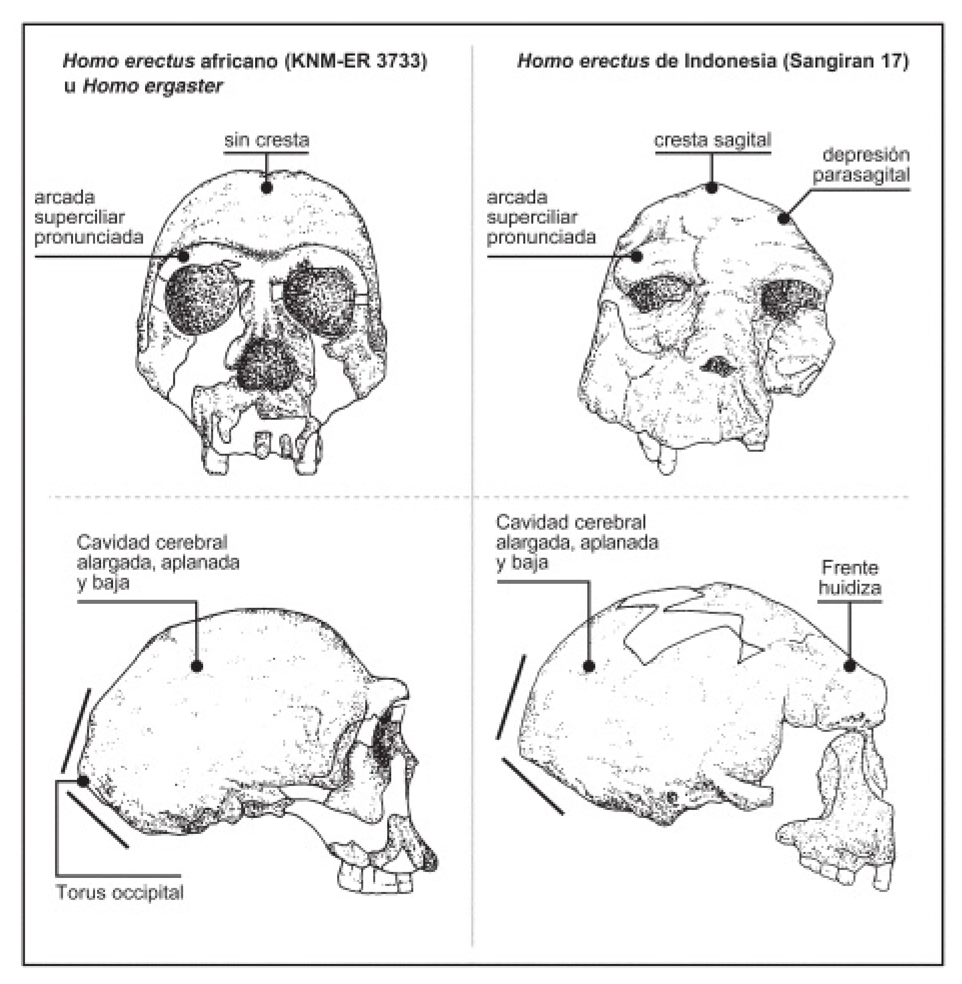


FIGURA 1.10. Cráneos de *Homo ergaster* (KNM-ER-3733) y *Homo erectus* (Sangiran 17), mostrando sus similitudes y diferencias.

Nuestro conocimiento de *Homo ergaster* es mucho más completo que el de *Homo erectus*, gracias sobre todo al descubrimiento en 1984 de un esqueleto adolescente muy completo, popularmente conocido como «el chico del Turkana», o «Turkana boy» (fig. 1.11). Procedente de los sedimentos de Nariokotome, situados en el margen oriental del lago

Turkana, en Kenia, el «chico del Turkana» tenía al morir una edad de unos doce años y medía 160 cm de altura, aunque de haber llegado a estado adulto probablemente habría alcanzado los 180 cm.

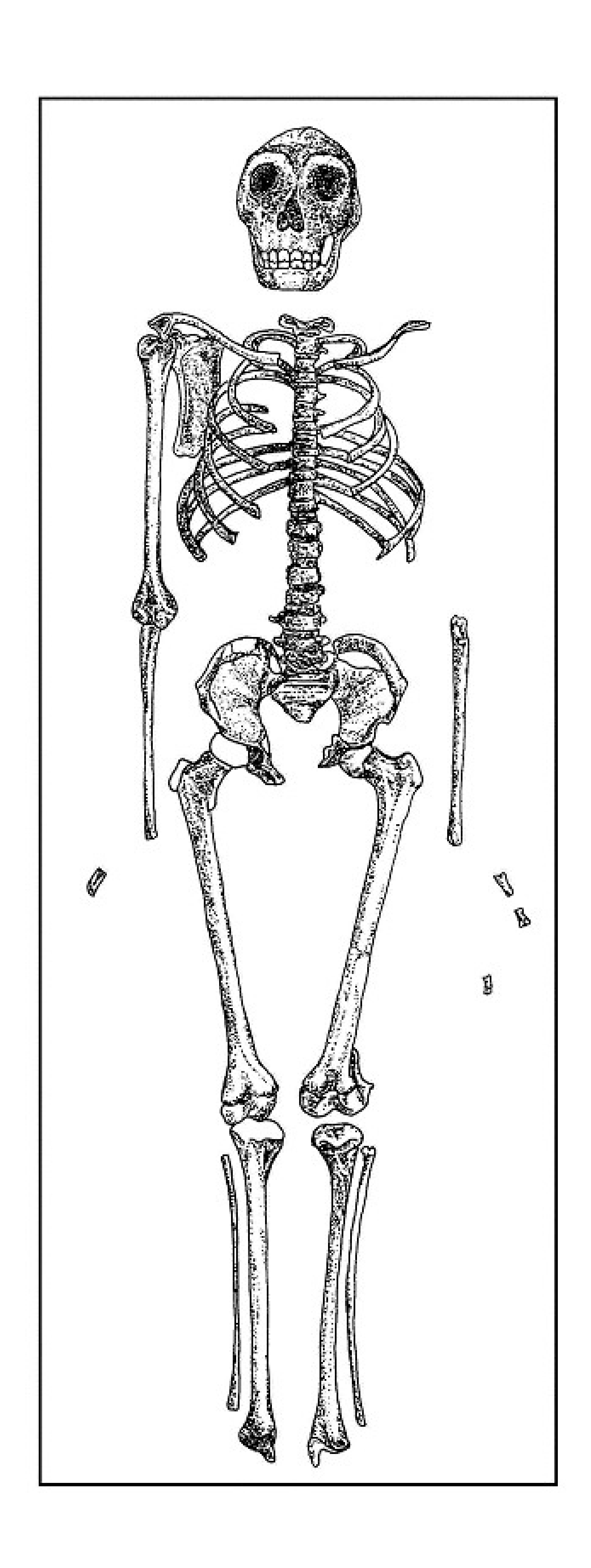


FIGURA 1.11. Esqueleto de *Homo ergaster* procedente de la localidad de Nariokotome, conocido como «el chico del Turkana».

Lo sorprendente del caso es que el esqueleto del chico del Turkana muestra, a partir de la cabeza, unas proporciones típicamente modernas, con piernas largas y brazos relativamente cortos, muy parecidas en muchos aspectos a las de los actuales pobladores del lago. Los vestigios anatómicos que todavía vinculaban a *Homo habilis* a una vida arborícola, con sus brazos relativamente largos, han desaparecido ya en *Homo ergaster*, que, de este modo, deviene una forma de homínido típicamente adaptada a la sabana abierta (como los actuales masai). A diferencia de los parántropos o del propio *Homo habilis*, *Homo ergaster* fue capaz de abandonar la vida sedentaria de sus predecesores y recorrer largas distancias a través de la sabana abierta, a la búsqueda de agua y recursos, tal como hacen hoy los modernos masai y otras tribus de la zona del Turkana. Es posible también que *H. ergaster* represente la transición desde unas poblaciones puramente carroñeras hacia otras que habrían experimentado ya la caza sistemática. Y, de hecho, tal es lo que sugieren los restos líticos asociados a esta especie. Así, hace 1,7 millones de años se produce la eclosión de un nuevo tipo de cultura, el Achelense (o Modo 2), que conllevará una revolución en la manera de fabricar y utilizar los utensilios líticos. La base de esta revolución cultural la constituye un instrumento básico, el bifaz, que va a caracterizar culturalmente a la humanidad en el siguiente millón y medio de años.

Podemos inferir que tal vez fue en este momento cuando, por primera vez, la humanidad adquirió la típica desnudez que hoy caracteriza a nuestra especie. Ante la necesidad de recorrer largas distancias bajo el sol, es muy posible que fuese entonces cuando estos homínidos africanos desarrollaron el eficaz sistema de sudoración que hoy permite refrigerar nuestro cuerpo ante el exceso de calor. La pérdida del pelo habría permitido extender por casi todo el cuerpo el sistema de glándulas sudoríparas y sebáceas que es característico de nuestra especie y que nos diferencia de nuestros hermanos antropomorfos.

¿Cuál fue el origen de *Homo ergaster*? Podemos teorizar que, dado que hace unos 1,8 millones se detecta en África una nueva vuelta de tuerca hacia una progresiva aridez, con expansión de la sabana herbácea y regresión de las masas boscosas, algunas poblaciones de *Homo habilis* se habrían adaptado a las nuevas condiciones ambientales, aumentando el volumen de su cerebro y modificado el aparato locomotor. Ahora bien, esas mismas modificaciones se observan casi simultáneamente en los *Homo erectus* asiáticos. Podemos pensar que a partir de la humanidad de Dmanisi se produjo una evolución en paralelo en ambos continentes. Ahora bien, existe un escenario alternativo más sencillo, según el cual los cambios en la capacidad cerebral y en el aparato locomotor se habrían producido poco después de Dmanisi en alguna región de Asia central. Desde allí, esta segunda humanidad se habría expandido en dos direcciones: hacia el este, hasta llegar a los confines de Asia, y de nuevo hacia África, derivando en lo que conocemos como *Homo ergaster*, que para algunos no deja de ser sino un *Homo erectus* africano. Así pues, tras el primer «out of Africa» que representa la población de Dmanisi, se habría producido un movimiento a la inversa, un auténtico «into Africa», el cual explicaría la súbita presencia de *Homo ergaster* en aquel continente. Existen evidencias que hacen verosímil este último escenario. Por ejemplo, hace alrededor de 1,6 millones de años se produce la coexistencia en África oriental de auténticos *Homo ergaster* junto a las últimas poblaciones de *Homo habilis*, su teórico antepasado africano. Aunque la coexistencia de una especie y su ancestro dentro de una misma área no es imposible, el esquema evolutivo se hace mucho más sencillo si admitimos que *Homo ergaster* procede de *Homo georgicus* y no directamente de *Homo habilis*.

La segunda salida de África

Hace entre 800.000 y 600.000 años nuestro planeta experimentó una nueva transición climática, de consecuencias mucho más duras que la anterior de hace 2,6 millones de años. En ese momento se inicia una serie de pulsos glaciales de características diferentes a los anteriores y en los que todavía estamos inmersos. Esto pulsos glaciales se caracterizarán por temperaturas

todavía más bajas que las alcanzadas en anteriores fases frías, y por la extensión de grandes masas de hielo (o *inlandsis*) sobre el norte de Europa y Norteamérica. La anterior ciclicidad climática de 41.000 años, es sustituida por otra de 100.000 años, controlada esta vez por la forma de la órbita (más o menos excéntrica) y no por la oblicuidad del eje de la Tierra. A diferencia de los ciclos de 41.000 años, durante los cuales se alternaban fases glaciales e interglaciales de duración parecida (de unos 20.000 años cada una), en los nuevos ciclos glaciales se alternan fases frías muy largas (de unos 80.000 años) y fases interglaciales relativamente breves, de unos 20.000 años (nosotros nos encontramos actualmente a la mitad de uno de estos interglaciales).

Como consecuencia, una estepa fría se extenderá por buena parte de Europa y Asia. Grandes mamíferos adaptados a estas nuevas condiciones pasarán a dominar los ecosistemas terrestres, tales como los mamuts de estepa (*Mammuthus trogontherii*), los rinocerontes de estepa (*Stephanorhinus hemitoechus*), los caballos de aspecto moderno (*Equus mosbachensis*), los bisontes (*Bison priscus*) o los primeros bueyes salvajes (*Bos primigenius*). A diferencia de las altas latitudes, en África estos pulsos glaciales no se traducirán en descensos significativos de la temperatura pero sí en fases de acusada aridez, con nuevas expansiones de la sabana seca y, muy probablemente, también del desierto. Por el camino se quedaron los últimos parántropos, desaparecidos antes de hace un millón de años. Aunque el registro de homínidos africanos en el periodo comprendido entre hace un millón y 600.000 años es muy pobre, existen indicios de que *Homo ergaster* prosiguió su evolución, de acuerdo con diversos restos craneales relativamente bien conservados procedentes de la Capa 2 de Olduvai, de Buia, en Eritrea, y de Bouri, en el Awash medio en Etiopía (Asfaw *et al*., 2002). Todos estos restos retienen caracteres que los hacen reminiscentes de *Homo erectus*, pero al mismo tiempo muestran ya caracteres más avanzados hacia un nuevo tipo de homínido, como es la posesión de una caja craneana que se eleva verticalmente.

Y efectivamente, a partir de hace unos 600.000 años encontramos las primeras evidencias de una nueva forma humana, caracterizada por una elevada capacidad craneana, que puede llegar hasta los 1.400 cc. Esta

especie fue ya reconocida en África a principios del siglo XX, cuando en la localidad de Broken Hill (hoy Kvabue, en Zambia, la antigua Rodesia británica) se extrajo un cráneo bien conservado junto a otros restos esqueléticos correspondiente a un homínido de porte moderno, con un cerebro de cerca de 1.300 cc y un cráneo de paredes verticales. Las órbitas oculares eran grandes y estaban coronadas por gruesos arcos superciliares discontinuos, que no formaban la prominente visera de los anteriores *Homo erectus*. La cara era grande y ancha y estaba proyectada hacia delante. En manos del paleontólogo británico Arthur Smith Woodward, este investigador propuso una nueva especie para alojar al ejemplar de Broken Hill, *Homo rhodesiensis*. Con posterioridad, nuevos restos han incrementado la muestra de esta especie en África, como es el caso de cráneo de Bodo, en Etiopía (White, 1985).

Pero lo más relevante de este nuevo tipo de homínido es que a partir de hace unos 600.000 años, los restos de una especie muy similar, *Homo heidelbergensis*, se encuentran por buena parte de Europa. Así, hace unos 500.000 encontramos evidencias anatómicas en Alemania (una mandíbula en Mauer, cerca de Heidelberg) y al sur de Inglaterra (un fragmento de tibia en Boxgrove), ambas situadas a unos 50º de latitud norte. Casi de la misma edad, o tal vez incluso anterior, es la extraordinaria colección de esta especie del yacimiento de la Sima de los Huesos, en Atapuerca. Restos de esta especie se encuentran también en Tautavel, en la Cataluña francesa (fragmentos craneales y esqueléticos datados en 450.000 años). Algo más recientes, en torno a 400.000 y 300.000 años, son los fragmentos craneales de Bilzingsleben, en Alemania, y de Swanscombe, en Inglaterra. Todavía más reciente, confirmando la continuidad del poblamiento humano en Europa a lo largo de todo el Pleistoceno medio, es el cráneo muy completo de Steinheim, de unos 250.000 años de antigüedad, y el cráneo de Petralona, en Grecia, fechado en unos 200.000 años. Así pues, tras la primera salida de África protagonizada por la gente de Dmanisi, todo indica que por segunda vez en la historia humana un segundo homínido llegó a aventurarse fuera de nuestro continente matriz. Ahora bien, a diferencia de

los anteriores, *Homo heidelbergensis* consiguió lo que ninguna especie anterior de homínido había conseguido: adentrarse en las frías e inhóspitas estepas y bosques de Europa central.

¿Cuáles eran las características de estos homínidos que por primera vez se adentraron en la Europa profunda? En la actualidad es posible hacerse una idea muy completa de la anatomía de estos homínidos, gracias a los hallazgos realizados en el yacimiento de la Sima de los Huesos en Atapuerca. Esta extraordinaria localidad, datada en unos 500.000 años, ha proporcionado los restos de una treintena de individuos, correspondientes a una población que incluía machos, hembras y niños (fig. 1.12). Algunos de estos restos se encuentran en un magnífico estado de conservación, como es el caso del cráneo 5, prácticamente completo, o de los cráneos 4 y 6, también muy bien conservados (solo les falta la cara). La imagen que ofrecen los homínidos de la Sima de los Huesos, así como otros restos del entorno europeo asignados a *Homo heidelbergensis*, es la de unos individuos robustos, que podían alcanzar hasta 180 cm de altura y pesar hasta 100 kilos, y que estaban dotados de potentes brazos y piernas. Tanto la caja torácica como la cintura eran más anchas que en nosotros. En general se trataba de individuos fuertes y robustos, peor dotados para la marcha que los humanos actuales, pero probablemente más resistentes, con una complexión que anuncia ya la de los neandertales. Su capacidad craneana se situaba en torno a los 1.200 cc, variando entre los 1.100 cc del cráneo de Steinheim y los casi 1.400 cc del cráneo 4 de la Sima de los Huesos.



Cráneo 5 de la Sima de los Huesos
(Sierra de Atapuerca)

FIGURA 1.12. Cráneo 5 de la Sima de los Huesos, en Atapuerca, correspondiente a la especie *Homo heidelbergensis*.

Por lo demás, numerosas evidencias apuntan a que los *Homo heidelbergensis* fueron unos adiestrados cazadores, cuyas habilidades y dominio del medio superaba con mucho la de los homínidos de principios del Pleistoceno. Uno de los hallazgos más espectaculares en este sentido corresponde al yacimiento de Schöningen, en Alemania. La turbera de Schöningen, fechada en unos 400.000 años, se sitúa en una mina de carbón cerca de Hannover y ha proporcionado abundantes restos de grandes herbívoros. Junto a esta fauna, de la que el caballo constituye la especie dominante, aparecieron también numerosos útiles líticos achelenses. Ahora bien, en otoño de 1996, junto a diversos restos de caballo, aparecieron hasta ocho palos alargados de madera, una de cuyas puntas había sido cuidadosamente pulida a fin de convertirlos en objetos punzantes. La longitud media de estos objetos, cuidadosamente trabajados de un extremo a otro, es de unos dos metros, y su diámetro, de unos cuatro centímetros. Se trata, por tanto, de auténticas jabalinas y una de las primeras evidencias de

que los homínidos del Pleistoceno medio disponían de una sofisticada técnica de caza. Así, el hecho de que los hallazgos de Shöningen correspondan a jabalinas, más que a pesadas lanzas, es altamente significativo. Cabe pensar que el uso de lanzas, es decir, de palos punzantes que el cazador clavaba directamente sobre el animal, debió de estar mucho más extendido de lo que la estricta evidencia arqueológica deja entrever. Así pues, los homínidos del Pleistoceno medio europeo fueron activos cazadores, capaces de enfrentarse a grandes presas a distancia.

Otro elemento que debió de jugar un papel determinante en la colonización de las estepas europeas fue el control del fuego. En efecto, asociado a *Homo heidelbergensis*, las primeras evidencias de su control se encuentran en diversos puntos de Francia y Alemania, todas ellas datadas en torno a unos 400.000 años. Este es el caso, por ejemplo, de Terra Amata, cerca de Niza, en la Costa Azul francesa, en donde las excavaciones llevadas a cabo por Henri de Lumley pusieron al descubierto un auténtico hogar. Este consistía en un agujero de unos 30 centímetros de diámetro por 15 de profundidad que había sido rodeado de piedras y en cuyo interior se encontraron evidencias de arcilla quemada. Otros hogares han sido descritos también en Europa central, por ejemplo en la localidad húngara de Vertesszöllos, a pocos kilómetros de Budapest, o en Bizingsleben y Schoningen, en Alemania. También en la cuenca de Guadix-Baza, la localidad de Solana de Zamborino, datada en unos 200.000 años, proporcionó evidencias del uso del fuego por parte de los homínidos del Pleistoceno medio, aparte de una abundante industria achelense asociada a una variada fauna. En esta localidad, como en Terra Amata, se descubrió un círculo de piedras en cuyo interior aparecieron restos líticos y huesos quemados. Este control del fuego incluía la capacidad para mantenerlo y alimentarlo tras un incendio fortuito producido por la acción de un rayo o cualquier otro agente natural. Las ventajas del control del fuego en las circunstancias de la Europa del Pleistoceno medio son evidentes. Por un lado, el fuego es un elemento disuasorio frente a posibles depredadores como los grandes felinos. Además, muy probablemente constituyó un primer elemento de cohesión del grupo durante las frías noches de la

Europa glacial. El fuego proporciona calor y permite una mejor cocción de los alimentos, mejorando la calidad nutritiva al predigerir las proteínas y destruir los tóxicos de las plantas.

En cualquier caso, ya fuese por el uso del fuego, la caza de grandes mamíferos, o la adaptación a los frecuentes y rápidos cambios climáticos que caracterizaron a este periodo, los cierto es que entre 600.000 y 200.000 años atrás se produjo un nuevo aumento del tamaño cerebral, tanto absoluto como relativo, dando lugar a nuevas capacidades cognitivas.

La emergencia del pensamiento simbólico

Homo heidelbergensis no es solo la primera especie humana que se adentró en las estepas del centro y norte de Eurasia, sino también aquella en la que detectamos las primeras trazas de una mentalidad simbólica. Así, la acumulación de restos humanos en la Sima de los Huesos ha sido interpretada como un caso de inhumación intencional de cadáveres (Carbonell *et al*., 2003). Para el equipo de investigación de Atapuerca, ningún agente natural puede explicar la variedad y el número de individuos que se encuentran juntos en este extraordinario yacimiento. Tras la muerte por accidente de caza o por enfermedad, el grupo de *Homo heidelbergensis* de la Sima de los Huesos no habría abandonado los cadáveres de sus congéneres a su suerte sino que los habrían recogido y los habría abocado dentro de la profunda galería vertical que da paso a la cavidad principal del yacimiento, evitando así su descomposición al aire libre o su consumo por carroñeros. El descubrimiento en la misma Sima de un único bifaz bellamente trabajado y que no habría sido usado, ha sido interpretado asimismo por sus descubridores como una ofrenda funeraria. Si esta interpretación es correcta, ello indica que hace 500.000 años estos homínidos tenían ya un sentido de la muerte y, probablemente, de la existencia de una mente individual.

Con posterioridad a la Sima de los Huesos, hace entre 500.000 y 200.000 años, las trazas de una cierta mentalidad simbólica se van repitiendo, aunque siempre envueltas en una considerable polémica. Es el caso de algunas estatuillas antropomorfas muy toscas, fechadas hacia

300.000 años atrás, o del uso de pigmentos hace 280.000 años (un tema que trataremos más extensamente en el capítulo 7). Hace unos 150.000 años, sin embargo, las poblaciones europeas de *Homo heidelbergensis* sufrirán una transformación profunda, dando lugar a un tipo de homínido muy característico, *Homo neanderthalensis*, más conocido popularmente como «hombre de Neandertal», en el que la evidencias de una mentalidad simbólica ya son incontrovertibles.

Físicamente, los neandertales llevan hasta un extremo la tendencia a la robustez corporal que era patente en *Homo heidelbergensis*. Los huesos de los miembros eran más anchos y cortos que los nuestros, y estaban dotados de unas fuertes inserciones musculares que denotan un gran desarrollo de la musculatura. Esta robustez hay que interpretarla en términos de las duras condiciones que tuvieron que resistir los neandertales en su hábitat europeo de la última glaciación, hace entre 100.000 y 40.000 años, cuando una estepa fría cubría buena parte del continente, incluida la península Ibérica. El cráneo de los neandertales es también muy característico, dotado de unos fuertes arcos superciliares que bordean unas grandes órbitas redondeadas (fig. 1.13). La bóveda craneana era grande y globulosa, y culminaba en un engrosamiento posterior en forma de «moño» (fig. 1.14). Los neandertales estaban dotados de un cerebro tan voluminoso como el nuestro, en torno a 1.500 cc, aunque en algunos casos llegaron a superar la media de nuestra especie. La forma de la cara es también muy característica en los neandertales. Esta era muy ancha y prominente, proyectada hacia delante (lo que se conoce con el nombre de prognatismo), probablemente como una consecuencia de su robusta dentadura, sobre todo por lo que hace a sus incisivos, muy prominentes y adaptados a masticar y preparar el alimento antes de su ingestión. El prognatismo de la cara del neandertal queda reflejado también en la forma de la mandíbula, que es asimismo muy prognata. La posición adelantada de la dentición en la mandíbula determina en este grupo la existencia de un amplio espacio entre el último molar y la rama ascendente, un carácter típicamente neandertaliano. El orificio nasal era prominente y ancho, y también muy alto, lo que ha sido interpretado como una adaptación tendente a aislar la cavidad nasal del frío aire del Pleistoceno superior.

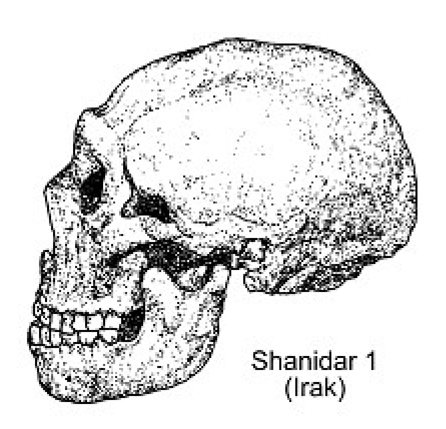


FIGURA 1.13. Cráneo de *Homo neanderthalensis* procedente de Shanidar (Irak).

Tal vez como consecuencia de su mayor capacidad cerebral, los neandertales fueron homínidos intelectualmente más avanzados que sus predecesores, autores de una sofisticada industria lítica, apodada «musteriense» o del Modo 3. Esta industria incorporaba una profunda innovación tecnológica, la llamada técnica Levallois, que permitía la obtención de delgadas láminas cortantes y de puntas con las que dotar a las lanzas que utilizaban durante sus cacerías. Los útiles se hicieron más pequeños y diversos, cada uno de ellos especializado en una determinada función. Pero es sobre todo a nivel de pensamiento simbólico donde encontramos una de las diferencias más significativas entre los neandertales y el resto de sus antepasados, ya que es con ellos cuando aparecen los primeros enterramientos intencionados. Estos enterramientos se han encontrado a lo largo y ancho de su área de distribución, desde La Ferrasie o Le Moustier en Francia hasta Teshik Tash en Uzbekistán, pasando por Qafzeh y Kebara en Israel, o KiikKoba en Crimea. En estos enterramientos se encuentran individuos de todas las edades, desde niños a ancianos, ya se trate de hombres o mujeres. En algunos de ellos existen claras evidencias de que, junto al cadáver, se depositaron también objetos valiosos, como herramientas, cornamentas de bóvidos o pigmentos vegetales.

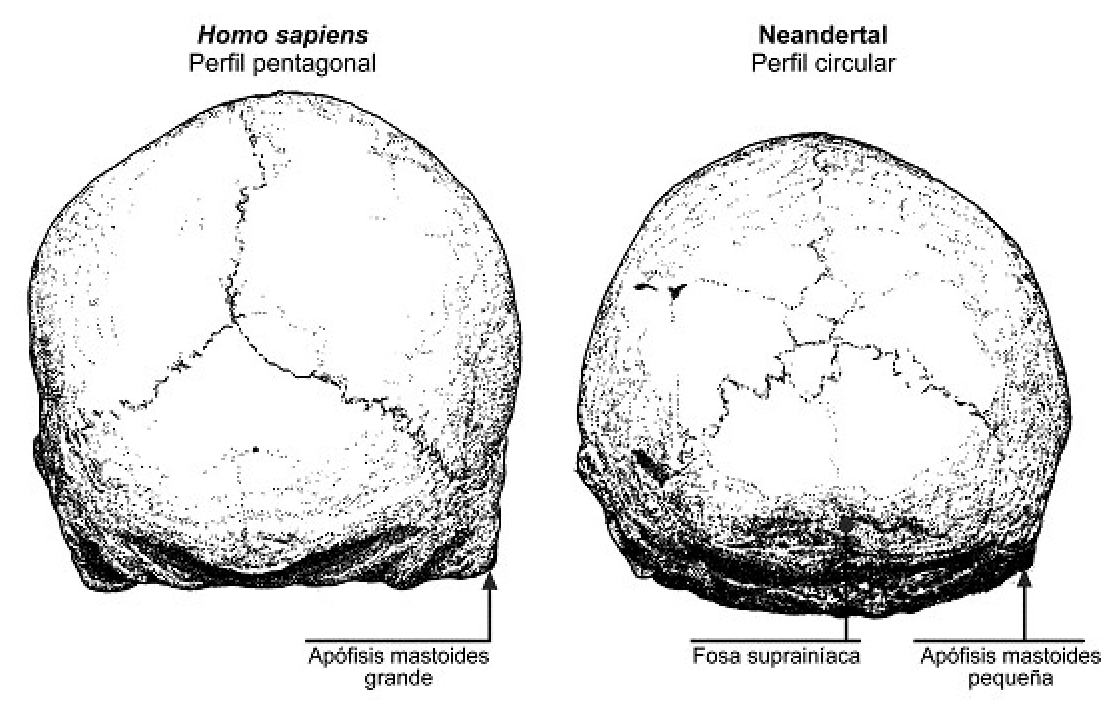


FIGURA 1.14. Cráneos en vista posterior de *Homo sapiens* y *Homo neanderthalensis* mostrando las diferencias entre ambos.

Así pues, en los neandertales encontramos ya plenamente desarrollado un tipo de comportamiento que conlleva una mente simbólica, como es el de los enterramientos. Aparte de las implicaciones de tipo trascendental que supone la conciencia de la muerte, enterrar a otro congénere significa tener conciencia de que él es como yo, de que algo como mi «yo» se encuentra presente también en otros individuos y que, de alguna manera, ellos son semejantes a mí. La emergencia del pensamiento simbólico en los neandertales plantea diversos interrogantes con respecto a este tipo de comportamiento. Como veremos en la siguiente sección, evidencias de un tipo de pensamiento simbólico plenamente desarrollado se encuentran en África desde hace más de 70.000 años en los antepasados africanos de nuestra especie. Es muy posible que humanos modernos y neandertales coincidiésemos en la zona del Próximo Oriente hace unos 80.000 años y luego, más tarde, hace entre 30.000 y 40.000 años en Europa. ¿En qué medida las manifestaciones de pensamiento simbólico en los neandertales pudieron ser el resultado de estos contactos con los humanos modernos? Se trata de una posibilidad que no hay que descartar. En caso contrario, si los

neandertales desarrollaron sus propias capacidades simbólicas independientemente de los antepasados de nuestra especie, habría que admitir que este tipo de mentalidad habría aparecido en paralelo dos veces en la evolución humana. Si ello es así, y dado que los neandertales poseían un cerebro tan grande como el nuestro, habría que admitir que la mentalidad simbólica es un carácter ligado al tamaño de determinadas áreas cerebrales y que esta emerge una vez se supera un determinado rubicón cerebral.

La tercera humanidad

Mientras los neandertales prosperaban en la helada Europa, en África el equivalente local de *Homo heidelbergensis*, *Homo rhodesiensis*, inició también su propia andadura evolutiva, solo que en una dirección muy diferente a la de aquellos. En lugar de primar la tendencia a la robustez, aquellos homínidos africanos tendieron a desarrollar una anatomía cada vez más grácil, gracilidad que afectó tanto al aparato locomotor como a las estructuras craneales. Así, los arcos superciliares tienden a reducirse, mientras que las órbitas se hacen más bajas y cuadrangulares. Por encima de ellas, la frente se alza verticalmente. El cráneo se vuelve alto y de paredes paralelas. El volumen del cerebro crece hasta superar los 1.400 cc (caso del cráneo de Herto, que llega a los 1.450 cc). La cara se hace corta y plana, alojando un reducido orificio nasal. La reducción de los maxilares afecta también a la mandíbula, de manera que la dentición se reduce y aparece el mentón, un carácter hasta entonces inédito en la evolución humana. Evidencias de este nuevo tipo humano, precursor de nuestra especie, *Homo sapiens*, se encuentran alrededor de hace 200.000 años en diversas partes de África, como Florisbad, en Sudáfrica y Omo Kibish 2, en Etiopía. Algo más reciente, en torno a 150.000 años de antigüedad, es el cráneo Djebel Irhoud, en Marruecos. Sin embargo, la mejor representación de este nuevo tipo de homínido procede de la localidad de Herto, en el valle del río Awash, en Etiopía. La muestra incluye un cráneo adulto muy completo, otro adulto fragmentario y un individuo infantil, todos ellos

fechados en torno a unos 160.000 años. Los fósiles de Herto muestran un estadio anatómico intermedio entre los *Homo rhodesiensis* del Pleistoceno medio y el *Homo sapiens* plenamente moderno (White *et al*., 2003).

Ahora bien, el rasgo más sobresaliente de esta nueva humanidad radica en su mentalidad simbólica. En una fecha tan temprana como hace unos 77.000 años, encontramos ya en la cueva Blombos, en Sudáfrica, evidencias de esta mentalidad en forma de una tablilla de pigmento ocre, en la que un arcaico habitante de la zona trazó una serie de aspas, dando lugar a una figura en la que aparecen triángulos y rombos, cortados por líneas paralelas. ¿Cuál fue la intención del autor de aquellos trazos? ¿Nos encontramos ya ante una primitiva expresión de un sistema de signos, tal vez relacionados con el contaje de objetos o individuos?, ¿o bien pudo actuar como un primitivo calendario?, ¿o tal vez no existió propósito alguno, como cuando alguno de nosotros realiza dibujos sobre un papel mientras habla por teléfono? No lo sabemos, pero lo que sí es innegable es que la tablilla de Blombos denota un nuevo tipo de mentalidad, un salto cualitativo en las capacidades simbólicas de nuestra especie. A la tablilla de Blombos seguirá la producción de toda una nueva gama de objetos, los cuales, a diferencia de los útiles líticos, son aparentemente inútiles para la supervivencia, «no sirven para nada». Es el caso de collares, pulseras, pendientes o estatuillas.

Tenemos evidencias de que muy pronto este nuevo tipo humano inició una rápida expansión por África, expansión que, de nuevo, le llevaría más allá de los confines de este continente. Así, hace entre 120.000 y 80.000 años, los restos craneales de Skhul y Qafzeh testimonian que los humanos protomodernos estaban ya asentados en Palestina, codo a codo con las poblaciones neandertales del norte (fig. 1.15). Sin embargo, esta temprana colonización del Levante mediterráneo no desembocó en una verdadera salida de África, ya que hace 50.000 años de nuevo encontramos a los neandertales instalados en las localidades de Amud y Kebara.

Por el contrario, sabemos que hacia esa época la nueva humanidad moderna fue capaz de iniciar una tercera salida humana de África, que le llevaría hasta Australia, un continente que hasta entonces no había sido hollado por ningún homínido (y, de hecho, por ningún primate). Estas primeras evidencias de presencia humana en el gran continente-isla están

formadas por útiles líticos procedentes del lago Mungo, dentro del distrito de los lagos Willandra, en el sudeste de Australia, y su edad podría alcanzar los 60.000 años. Con posterioridad, en fechas que rondan los 60.000 y 40.000 años atrás, encontramos ya restos humanos asociados a estos mismos útiles líticos. Estos restos humanos, correspondientes a un esqueleto prácticamente completo y otro parcial procedentes de un enterramiento, muestran una anatomía tanto craneal como poscraneal grácil, aunque otros restos humanos posteriores presentan rasgos más robustos. Los homínidos de Mungo presentan rasgos que los emparentan directamente con los homínidos de Herto, de acuerdo con la opinión de Tim White y Berhane Asfaw.

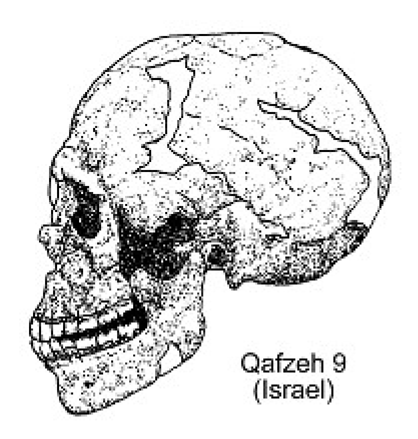


FIGURA 1.15. Cráneo de *Homo sapiens* arcaico procedente de Qafzeh (Israel).

Con posterioridad, en torno a 40.000 años atrás, se producirá la colonización de Europa por parte de *Homo sapiens*, evidenciada sobre todo por útiles líticos correspondiente a la cultura auriñaciense o del Modo 4. Los primeros restos humanos asociados a esta cultura son algo más recientes, en torno a los 35.000 años, y corresponden a una mandíbula en buen estado de conservación y otros restos craneales, que incluyen parte de la cara, procedentes de la cueva Pestera cu Oase en Rumanía. Esta rápida expansión de *Homo sapiens* por Europa desembocará en el progresivo repliegue de los neandertales hasta su extinción 10.000 años después.

Hace alrededor de 40.000 años, se producirá una auténtica explosión cultural, principalmente en Europa, que se ha denominado «la revolución humana» (Mellars y Stringer, 1989). En estas fechas tuvieron lugar importantes innovaciones, como el inicio del transporte e intercambio de materiales a grandes distancias, un importante incremento en la diversidad morfológica y tasa de cambio de los útiles, la fabricación sistemática de vestidos con pieles, la generalización de los adornos personales, la sistematización del arte y las primeras evidencias seguras de creencias y rituales religiosos (Klein, 1999; Mellars y Stringer, 1989). Algunos investigadores, como Richard Klein, atribuyen dicha revolución cultural a una mutación genética, la cual se habría producido hace unos 50.000 años, que mejoró la capacidad cognitiva en nuestra especie. Pero cada gen interviene en múltiples funciones, por lo que una repentina mutación de tal calibre es probable que indujese múltiples cambios en la organización cerebral, los cuales tendrían altas probabilidades de resultar desastrosos para la correcta función del cerebro. Es más probable que el incremento de capacidades cognitivas y lingüísticas se hubiera ido produciendo lentamente, a través de múltiples mutaciones, y que «la revolución humana» fuera el resultado de otros factores, como un incremento de la densidad demográfica o la mayor necesidad de cooperación entre distintos grupos ante los rigores del clima glacial, lo cual pudo promover un mayor intercambio de conocimientos e ideas. Recientes hallazgos muestran que algunos de los cambios culturales asociados a la «revolución humana» se habían dado ya en África hace más de 80.000 años, lo que va en contra de la hipótesis sostenida por Richard Klein.

Sea como fuere, sabemos que hace unos 18.000 años la humanidad moderna consiguió finalmente pisar tierra americana. Previamente, hace unos 40.000 años, estos humanos se habían instalado en las tierras que bordean el estrecho de Bering. Tal vez la colonización de América esté asociada al descenso de cerca de 120 metros del nivel del mar que se produjo durante el último máximo glaciar y que convirtió el actual estrecho de Bering en un istmo transitable. Hace unos 16.000 años tenemos evidencias de presencia humana en Alaska. Desde allí, colonizaron el resto de América del Norte y es muy posible que iniciasen las primeras

incursiones en América del Sur, tal como lo testimonian las herramientas líticas del yacimiento de Monte Verde, en Chile, fechado en 15.000 años. En cualquier caso, hace 11.000 años *Homo sapiens* ya se había extendido de punta a punta en los dos continentes americanos. Muy probablemente gracias a sus capacidades simbólicas, la tercera humanidad consiguió llegar hasta donde ningún humano moderno había llegado anteriormente, estableciendo su presencia en los cinco continentes.

2

Etapas de la evolución cerebral

Hay un eslabón perdido en la evolución humana del que pocos hechos se conocen y poco se ha escrito. No es ninguna de las formas intermedias que relacionan al hombre moderno con sus primitivos antepasados antropoides. Sobre los cuerpos y los hábitos de estos sabemos ya mucho ... El eslabón perdido es algo mucho más intrigante: la primitiva mente humana, ¿cómo nació a la existencia?, ¿por qué nació a la existencia?

E. O. WILSON-C. J. LUMSDEN

El cerebro humano es la estructura más compleja, misteriosa y fascinante que conocemos. Es el órgano que todo lo rige, desde nuestra capacidad involuntaria de segregar hormonas o de respirar, hasta la intencional de decidir qué haremos hoy o qué pensamos del estado actual del planeta. Por tanto, el cerebro es, entre otras cosas, el órgano que permite, modela y expresa nuestra cognición: nuestra capacidad de conocernos interiormente y de conocer el ambiente exterior a nuestro cuerpo. Pero el cerebro no «solo» tiene esa función receptiva y cognitiva, sino que también es el primer responsable de lo que, de hecho, hagamos hoy —lo hayamos o no planificado— y de que actuemos en un sentido o en otro respecto a nuestras ideas sobre el estado actual del planeta, por ejemplo. Es en el cerebro donde se descodifica la información perceptiva, se interpreta y se asocia, se planifica y decide, a través de un proceso conjunto de emociones, tiempo, análisis, sentimientos, impulsos, valoraciones, decisiones, temperamento y programación; es decir, de raciocinio consciente y de procesamiento inconsciente. Nuestro cerebro da la orden o recibe los estímulos para hablar

o pensar, mover las manos o parpadear, sentir o cantar, planificar, juzgar, escribir, crear, evaluar, sopesar, escuchar... Por tanto, de él depende en primera instancia toda la cognición humana.

El cerebro está constituido por cien mil millones de neuronas y un número todavía mayor de células llamadas glia. Las neuronas son células que presentan numerosas ramificaciones, llamadas axones y dendritas, mediante las cuales establecen contactos entre sí. Dichos contactos reciben el nombre de sinapsis (fig. 2.1). En estas tiene lugar la liberación de diversas sustancias químicas conocidas como neurotransmisores que intervienen en la comunicación neuronal, los cuales, al unirse a los receptores de la membrana de las neuronas adyacentes, inducen la activación o inhibición de dichas neuronas, desencadenando o inhibiendo la transmisión de los impulsos nerviosos. Las células gliales cumplen diversas funciones, entre ellas las de sostén, aislamiento y transporte de nutrientes e intervienen también en otras funciones, como la actividad y plasticidad sináptica.

Hace alrededor de 500 millones de años los precursores de los vertebrados actuales desarrollaron los primeros cerebros. Estos permitieron la integración y almacenamiento de la información sensorial procedente del entorno, crear una imagen mental de este y utilizarla para amortiguar el impacto de la variabilidad ambiental en un mundo cambiante, generando respuestas adaptativas que permitían evitar peligros y encontrar recursos, como alimento o pareja, lo que incrementó las probabilidades de sobrevivir y reproducirse (Allman, 1999).

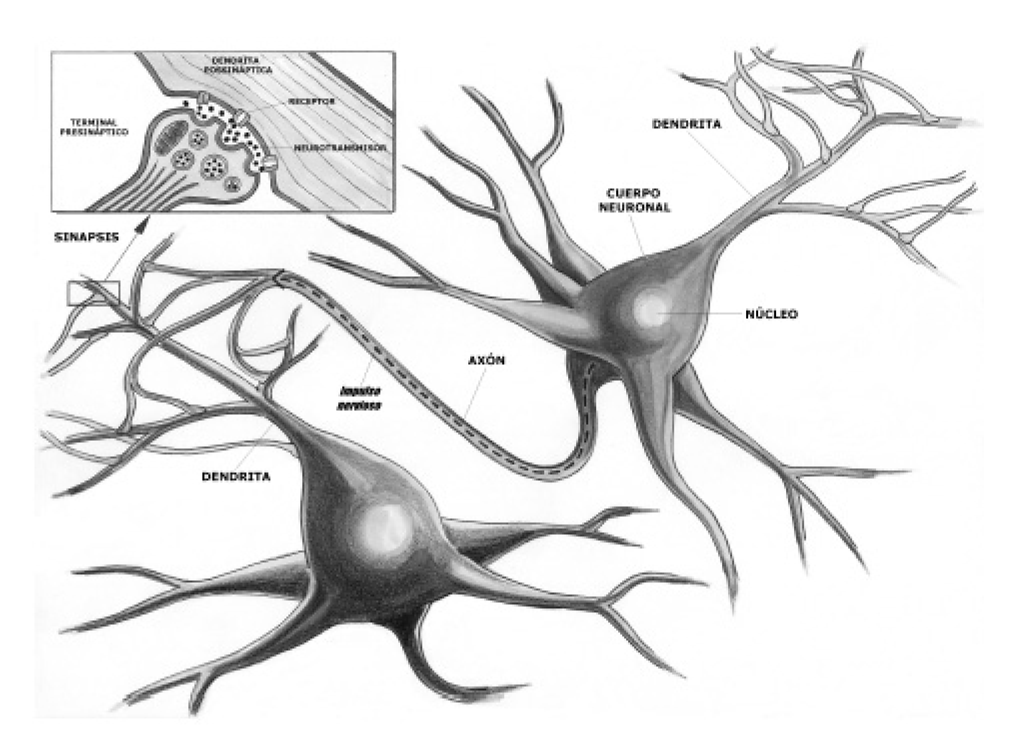


FIGURA 2.1. Estructura de las neuronas.

El cerebro de cada animal construye continuamente, mediante la información proporcionada por sus sentidos, un modelo virtual o representación mental del entorno al que el animal debe adaptarse, modelo al que Dawkins denomina «la realidad virtual permanentemente actualizada» (Dawkins, 2005). La realidad virtual construida por el cerebro humano es, sin duda, muy distinta a las realidades virtuales construidas por los cerebros de otras especies animales, como el murciélago y el delfín, que se orientan mediante ecolocación, creando una imagen ecográfica de su entorno, o el topo, que vive en un mundo de estímulos táctiles y olfativos. El conocimiento de las presiones selectivas propias de los nichos ecológicos a los que tuvieron que adaptarse nuestros antepasados puede ayudarnos a comprender mejor por qué desarrollamos nuestros complejos cerebros. Muchos aspectos de nuestra mente que no conocemos bien, como impulsos, emociones y funciones cognitivas, son también el resultado de adaptaciones a dichos nichos ancestrales, por lo que el estudio de nuestra evolución puede contribuir a un mayor conocimiento de nuestros procesos mentales.

Es evidente que los antepasados del delfín, el topo y el murciélago evolucionaron adaptándose a medios muy distintos, acuáticos, subterráneos y aéreos, respectivamente. Pero a pesar de sus diferencias todos ellos comparten características heredadas de un antepasado común: las tres especies son mamíferos placentarios. Dichas características compartidas se denominan *caracteres ancestrales*. Las características particulares de cada especie, resultado de las adaptaciones al medio en que evolucionaron, se denominan *caracteres derivados*. Como cualquier otro órgano, el cerebro de un animal está constituido por un conjunto de caracteres ancestrales y derivados, que reflejan las adaptaciones a los sucesivos entornos en que evolucionaron sus antepasados. Dado que la mente consiste en una serie de procesos, todavía mal comprendidos, asociados a la actividad cerebral, la mente de cualquier ser vivo constituye también un reflejo de su entorno ancestral. En este capítulo haremos un repaso al conjunto de caracteres que compartimos con nuestros antepasados, mientras que los caracteres derivados o específicos del cerebro humano constituirán el objeto del siguiente capítulo.

El origen de la conciencia

Decimos que el cerebro es el órgano de nuestra conciencia. Ahora bien, ¿qué entendemos por conciencia? A nivel antropológico asociamos normalmente la conciencia con la capacidad de autorepresentación, de autoreconocimiento del ser humano, a través de la cual ideamos, valoramos, enjuiciamos, planificamos y decidimos. Ella nos permite, entre otras cosas, identificar dos dicotomías básicas de nuestra existencia: la vida y la muerte, y el «yo» y los otros. Esta última alcanza por extrapolación otras esferas cercanas de la autoconciencia, como son el individuo y el grupo: es decir, la identidad personal y la colectiva. A partir de estos conceptos básicos, el ser humano organiza una explicación del mundo que le rodea y de su propio origen: una explicación cosmogónica que desemboca en la ciencia, en la filosofía o en la religión, pero siempre pasando por un proceso de reflexión crítica, que es, obviamente, otra de nuestras características más notables. Ahora bien, la conciencia entendida como autoconciencia tiene un origen

muy reciente, y es obvio que esta propiedad llamada «conciencia» es, en mayor o menor medida, extensible a muchos otros organismos. Procede por tanto hablar en términos de «niveles de conciencia». ¿Dónde podemos rastrear los niveles más elementales de conciencia? A pesar de las elucubraciones más o menos metafísicas del paleontólogo Pierre Teilhard de Chardin, parece razonable admitir que la conciencia no es una propiedad general de la materia sino solo de una parte de ella, la materia viva.

Un átomo, una molécula o un cristal no «sienten». ¿Por qué? Porque cualquier influencia del entorno supone una modificación directa de la entidad o individuo. Por el contrario, en el ser vivo los impactos externos no modifican toda su estructura sino que afectan solo a una parte limitada de ella. Existe, por tanto, una «memoria», una parte de la entidad que recibe el impacto externo y que lo internaliza sin afectar al resto del individuo. De esta manera, una parte de la energía que llega del exterior se transforma en «información», es decir, en energía almacenada en una parte del individuo que, de esta manera, no afecta a la identidad o supervivencia del mismo (p. ej., el código genético frente a las fluctuaciones ambientales, genotipo vs. fenotipo). Un determinado grupo de organismos pluricelulares, los correspondientes al Reino Animal, han llevado hasta el extremo esta tendencia, dotándose de un sistema especial de almacenamiento y procesamiento de información, el sistema nervioso.

Los animales corresponden a una parte de los seres vivos que han adoptado una estrategia particular de suministro de energía, a saber, la captación activa de recursos externos (lo que se conoce como seres vivos heterótrofos). Ciertamente, existen otros seres vivos que han adoptado una estrategia metabólica heterotrófica, como los hongos, pero en los animales la captación de recursos se hace activa, depende de la movilidad del individuo. Esta estrategia es muy diferente, por ejemplo, de la de las plantas, y presupone unos niveles especiales de sensibilidad a fin de obtener y procesar información sobre el entorno a través del sistema nervioso.

El neurólogo Antonio Damasio distingue dos tipos de conciencia (Damasio, 1999). El primero es la *conciencia nuclear,* o capacidad de experiencia subjetiva, tanto del entorno (sensación, percepción), como de los estados internos del organismo (dolor, emociones). La conciencia

nuclear es compartida por todos los animales dotados de un sistema nervioso de cierta complejidad, aunque en distintos grados o niveles. La garrapata, que parece ser consciente únicamente del calor y del olor del ácido butírico, los cuales le indican la presencia de un mamífero de cuya sangre se podrá alimentar, posee un grado de conciencia mucho más simple que el de cualquier mamífero o ave, capaces de percepciones y emociones complejas e incluso de formas elementales de razonamiento no verbal y capacidad de resolución de problemas.

El segundo tipo de conciencia, según Damasio, es la *conciencia extendida*, exclusiva del ser humano, aunque algunas especies de mamíferos, como los simios antropomorfos, delfines, elefantes y quizá algunos carnívoros sociales, parecen poseer también una conciencia extendida rudimentaria. La conciencia extendida comprende la autoconciencia, o conciencia del Yo, la memoria autobiográfica, la capacidad de viajar mentalmente en el tiempo, recordando el pasado e imaginando escenarios futuros, la Teoría de la Mente, o capacidad de reconocer que otros individuos poseen mentes propias distintas a la nuestra y las capacidades de razonamiento y lenguaje.

El grado o nivel de conciencia de un animal parece ir asociado al tamaño y, sobre todo, a la complejidad de su sistema nervioso. Como se verá más adelante, en determinados animales sociales, homeotermos y de larga vida, se ha producido un progresivo incremento de la complejidad cerebral y del nivel de conciencia, favorecido por la selección natural, dado que en animales longevos y sociales, expuestos a numerosos cambios ambientales a lo largo de la vida, una mayor capacidad de aprendizaje y flexibilidad conductual habría favorecido la supervivencia y la reproducción exitosa. Este hecho ya fue entrevisto por el antes mencionado paleontólogo Pierre Teilhard de Chardin, quien en su llamada «ley de complejidad-conciencia» argumenta que el aumento de la complejidad conlleva un aumento correlativo de los niveles de conciencia. Este incremento del nivel de conciencia habría llegado al máximo en la humanidad actual, la cual, con su capacidad de lenguaje y cultura y la

progresiva mejora de las comunicaciones, habría llegado a cubrir el planeta de una «capa de pensamiento», a la que este investigador y filósofo dió el nombre de Noosfera.

Evolución del sistema nervioso

En las formas más sencillas de animales pluricelulares (o metazoos), el sistema nervioso está formado por un entramado reticular de neuronas interconectadas entre sí que se extiende uniformemente por todo el organismo. Estas redes neuronales tienen como función principal la coordinación del movimiento de las masas musculares. Es el caso, por ejemplo, de las anémonas de mar, organismos en forma de cilindro que permanecen fijos en el sustrato marino y cuya anatomía consiste básicamente en un tubo digestivo que se abre a una boca rodeada de tentáculos. En cuanto una posible presa se pone al alcance de estos tentáculos, esta es atrapada y engullida. Este grupo de celentéreos, denominados antozoos, puede sobrevivir con un sistema nervioso muy simple, cuya función reside básicamente en asegurar de manera refleja la coordinación de las diversas partes del organismo. Dentro del mismo grupo de los celentéreos, sin embargo, encontramos un segundo tipo de organismos, las medusas, cuyo modo de vida difiere de la de los antozoos en que se trata de animales activos, que viven suspendidos en el agua y nadan activamente gracias, de nuevo, a unos grandes tentáculos y a una estructura de forma globosa llamada umbela. El mecanismo de nutrición es muy parecido al de las anémonas: los tentáculos actúan cuando una presa se pone en el camino de la medusa. Ahora bien, el modo de vida activo de las medusas implica ya una diferencia con respecto a los antozoos, de manera que alrededor de la umbela encontramos un anillo de células nerviosas, el cual coordina los movimientos de contracción rítmica de la misma.

Tanto medusas como anémonas corresponden a organismos que, o bien viven fijos en el sustrato, o bien flotan más o menos pasivamente en el medio marino. Por el contrario, pronto la evolución dio lugar a animales que se movían *sobre* el sustrato, explorándolo. Moverse sobre un sustrato implica que el organismo se estructura con respecto a un eje: existe una

parte anterior que viene determinada por el sentido de la marcha, y otra posterior. La parte anterior, la primera en recibir los estímulos del medio, tiende a concentrar los incipientes órganos de los sentidos: se diferencia, por tanto, una «cabeza». El eje anteroposterior determina asimismo la aparición de la simetría bilateral: dado que lo importante es el sentido del avance, en ambos lados de ese eje las distintas partes del organismo se repiten simétricamente. Los animales más sencillos que adoptaron este tipo de organización son los gusanos platelmintos (literalmente «gusanos aplanados»). Este grupo corresponde a una organización muy simple: respiran directamente por la piel o bien obtienen su energía gracias a su asociación con algas microscópicas. Algunos, como la tenia, han abandonado el medio marino original y han sobrevivido como parásitos intestinales. De hecho, como ocurre en los celentéreos, los platelmintos presentan una boca pero carecen de ano. Este nuevo tipo de organización animal determina una reordenación significativa del sistema nervioso, el cual se estructura a lo largo del eje corporal en forma de dos cordones neurales de los que, a intervalos regulares, se extienden nuevas ramificaciones laterales. Pero la principal innovación se encuentra en la parte anterior del cuerpo, en la cabeza. Allí, a un lado y otro de la boca, se encuentran dos acumulaciones simétricas de neuronas. Estos ganglios, como se les conoce, tienen la función de procesar la información que llega del entorno y transmitir las señales pertinentes al resto del sistema nervioso y del organismo. Aunque obviamente no podemos hablar de «cerebro», se trata de un primer paso hacia la encefalización.

El siguiente paso en la evolución de los metazoos vino marcado por la aparición del celoma, una nueva cavidad independiente del sistema digestivo y con funciones tanto mecánicas como estructurales. En los más arcaicos gusanos celomados, los anélidos poliquetos, la aparición del celoma va además asociada al fenómeno de la metamerización: el cuerpo alargado del gusano ya no es uniforme sino que se estructura en metámeros, es decir, en segmentos repetitivos, cada uno de ellos dotado de su celoma y de los órganos esenciales para un funcionamiento autónomo. Este tipo de organización queda perfectamente reflejada en el sistema nervioso. Este discurre por debajo del tubo digestivo (esta vez, ya con boca y ano) a la

manera de una escalera. Dos cordones nerviosos, formados por los axones de las neuronas, se extienden a lo largo de todo el animal. En cada metámero, sin embargo, existe un par de ganglios a lado y lado, a su vez conectados entre ellos por fibras nerviosas transversales. Cada metámero, por tanto, mantiene una cierta autonomía neuronal, que afecta sobre todo al incipiente aparato locomotor de estos gusanos, formado por un par de muñones laterales (o parápodos) recubiertos de filamentos sensibles denominados quetas (de ahí el término «poliquetos») y que facilitan su movilidad a través del sedimento marino. En la parte anterior se diferencia una cabeza, dotada de un par de ojos que se sitúan por encima de la boca. En esta parte, el par más anterior de ganglios emite terminaciones nerviosas que rodean la boca (el llamado anillo periesofágico) y que culminan en un nuevo par de ganglios dorsales, esta vez ya por encima del tubo digestivo. Dado que la mayor parte de los órganos de los sentidos, como los ojos, se sitúan por encima del orificio bucal, parece lógico que los ganglios responsables de procesar la información que llega del entorno también ocupen una posición dorsal.

El tipo de organización que acabamos de ver en los gusanos poliquetos, con el sistema nervioso discurriendo por debajo del aparato digestivo, es conocido como «protóstomo» (o «boca primordial») y es común a un elevado número de tipos zoológicos, muy probablemente derivados de formas parecidas a los poliquetos hace más de 500 millones de años. Es el caso, por ejemplo, de dos de los grupos que han alcanzado un mayor éxito evolutivo entre los denominados «invertebrados», como son los artrópodos y los moluscos. Los artrópodos, el grupo zoológico que incluye a los actuales crustáceos, arácnidos e insectos, presentan un tipo de organización en la que, aunque con modificaciones, es posible reconocer el primitivo plan «protóstomo». El cuerpo se ha diferenciado en regiones (normalmente, cabeza, tórax y abdomen) y se ha recubierto de un esqueleto externo, en tanto que los pasivos parápodos de los poliquetos se han convertido en patas articuladas. Por lo demás, la organización del sistema nervioso corresponde netamente a la de un protóstomo, con un sistema ventral en escalera, anillo periesofágico y un par de grandes ganglios encefálicos que actúan como un primitivo cerebro. Aunque arcaico, hay que

pensar que este tipo de organización del sistema nervioso permite ya comportamientos complejos, como en el caso de los insectos sociales y sus elaboradas sociedades jerárquicas.

Un segundo grupo de protóstomos, los moluscos, derivaron hacia un tipo de organización muy diferente de la de los artrópodos. Aunque dotados en su mayoría de una concha protectora de carbonato cálcico, el cuerpo de los moluscos no está todo él recubierto por un exoesqueleto. La metamerización, es decir, la división del cuerpo en segmentos, todavía reconocible en los artrópodos, ha sufrido en este caso una profunda reorganización, y solo es reconocible en unos pocos miembros de este grupo, como los poliplacóforos. En el resto del grupo, una estrecha adaptación a las condiciones del medio acuático ha conseguido modificar y enmascarar el plan original. Es el caso de los gasterópodos, moluscos reptantes y pastadores de los tapices vegetales del fondo marino o de lo suelos terrestres. Mucho más modificados que los anteriores, los bivalvos se han adaptado plenamente a una vida filtrante, hasta el extremo de haber perdido literalmente la cabeza. En una línea opuesta a los anteriores, los cefalópodos, el grupo que incluye a los actuales pulpos, sepias y calamares, se han convertido en activos depredadores, dotados de una cabeza prominente que culmina en una serie de tentáculos. Esta compleja organización queda reflejada también en el sistema nervioso, asimismo uno de los más complejos y derivados en el mundo de los «invertebrados». Así, los dos ganglios cefálicos que veíamos en otros protóstomos se han transformado aquí en dos grandes núcleos nerviosos que actúan como un verdadero cerebro. De estos ganglios cerebroides parten dos nervios ópticos, uno a cada lado, tal como sucede también en los vertebrados. Estos nervios ópticos culminan en unos ojos casi tan perfectos como los nuestros y compuestos básicamente por los mismos elementos que encontramos en el ojo de cualquier vertebrado. El ojo de los cefalópodos incomodó profundamente a Darwin y otros darwinistas de la primera época, ya que para ellos resultaba difícil de explicar que una estructura tan compleja como el ojo hubiese aparecido dos veces en la evolución. Hoy, sin embargo, este dato no nos causa sorpresa, ya que la combinación de las constricciones en

el desarrollo embrionario junto a la acción de la selección natural permite explicar la aparición de estructuras semejantes en grupos que pueden estar muy alejados filogenéticamente.

El elevado nivel de encefalización de los cefalópodos se traduce también en un comportamiento complejo. Así, estudios realizados sobre sepias en cautividad muestran que el comportamiento de los individuos jóvenes ante una presa es, en un principio, más o menos automático. Con los años, sin embargo, la sepia adulta aprende y adapta su comportamiento al tipo de presa, ya se trate de peces, gambas o cangrejos (Wells, 1962). Entre la juventud y la madurez del individuo se produce un aumento del tamaño de los ganglios cerebrales, incluyendo el desarrollo de un lóbulo responsable de la memoria y del aprendizaje. Dentro de la organización protóstoma, por tanto, los cefalópodos representan un momento culminante en el proceso de encefalización.

En una línea muy diferente a la de los exitosos protóstomos, que ya hace 500 millones de años presentaban unos niveles de diversidad apabullantes, casi al mismo tiempo un modesto grupo de «gusanos» inicia su andadura evolutiva. En contraste con aquellos, este nuevo tipo de metazoos celomados muestra un tipo de organización corporal muy diferente. Así, en este grupo el sistema nervioso se sitúa en posición dorsal, por encima del tubo digestivo, y no debajo como en los protóstomos. La boca hacia la que confluye este tubo digestivo no es homóloga de la de los protóstomos, sino que se trata de un orificio bucal de nueva formación. Es por ello que este grupo es conocido como «deuteróstomos» (que significa «boca secundaria»). En este grupo se incluye nuestro propio tronco zoológico, el de los cordados. En el siglo XIX, Geoffroy Saint-Hilaire fue consciente de esta dicotomía básica en la disposición del sistema nervioso y el tubo digestivo y llegó a sostener que un cordado no era sino un artrópodo vuelto al revés. Esta idea fue desacreditada por los anatomistas de su tiempo, entre ellos el fundador de la Paleontología de Vertebrados, Georges Cuvier. En la actualidad, sin embargo, el descubrimiento de las baterías de genes conocidas como Hox (contracción de «Homeotic Boxes»), que regulan la formación secuencial de las diferentes partes del cuerpo en todos los metazoos, parecen dar la razón desde una perspectiva epigenética al

punto de vista de Geoffroy Saint-Hilaire. Efectivamente, tal vez para facilitar la natación, hace más de 500 millones de años en un protóstomo desconocido se produjo la inversión anatómica que dio lugar a los cordados.

La expresión más sencilla de la organización de un cordado se encuentra en el anfioxo, pequeño procordado en forma de saeta que encontramos sobre los fondos arenosos de nuestras playas. En el anfioxo, el sistema nervioso esta formado por un tubo neural uniforme que recorre dorsalmente todo el organismo. Aunque no existe todavía una cabeza diferenciada, la parte anterior de este tubo neural está conectada a los órganos sensibles que se encuentran en la parte anterior del cuerpo. A lo largo de la evolución, este sencillo sistema se complementará con la aparición de un esqueleto protector que lo envuelve, la columna vertebral, formada por un número indeterminado de discos vertebrales o vértebras y a partir de la cual se estructura el resto del organismo. A los cordados dotados de una columna vertebral se les conoce como «vertebrados», y es el grupo al que pertenecen las principales clases de este grupo zoológico, como son los peces cartilaginosos y óseos, los anfibios, los reptiles, las aves y los mamíferos. En las formas más sencillas de vertebrados (y también durante el desarrollo embrionario) es posible observar cómo el tubo neural se diferencia anteriormente en una serie de regiones. La más anterior, conocida como prosencéfalo, estuvo en un principio especializada en la detección de señales olfativas. Esta parte del tubo neural se encuentra muy desarrollada en determinados vertebrados marinos que dependen en buena medida del olfato para la detección de las presas, como es el caso de los escualos. Por detrás del prosencéfalo se diferencia el mesencéfalo o cerebro medio. En esta parte se encuentran los lóbulos ópticos y a él van a parar los nervios responsables de la visión. Es a partir del diencéfalo como se desarrolló el ojo pineal, un «tercer ojo» impar que todavía encontramos en determinados grupos de anfibios fósiles. Este tercer ojo ha dejado de ser funcional en la mayor parte de los vertebrados terrestres, adquiriendo funciones hormonales (es lo que se conoce como glándula pineal). El cerebro posterior o rombencéfalo se diferenció, a su vez, en dos segmentos. El más anterior (o metencéfalo) dará lugar al cerebelo, órgano que rige la coordinación de las actividades motoras, y a una parte del bulbo raquídeo.

El más posterior o mielencéfalo dará lugar al resto del bulbo raquídeo y su prolongación constituye la médula espinal. A partir de esta diferenciación en regiones relativamente sencilla, que es reconocible en peces óseos y cartilaginosos, anfibios y reptiles, la evolución posterior en grupos como las aves y, muy especialmente, en mamíferos llevó a un aumento progresivo del tamaño relativo y de la complejidad del prosencéfalo, con el desarrollo en la parte dorsal de una nueva capa, la corteza cerebral o neocórtex, dividida en dos lóbulos, que finalmente se pliega sobre sí misma y envuelve al resto de segmentos encefálicos.

Evolución del cerebro en los mamíferos

Los mamíferos presentan un tamaño cerebral relativo significativamente más alto que el de otros vertebrados. Según la hipótesis del neurobiólogo Paul Mac Lean, dicho aumento de tamaño cerebral tuvo lugar mediante el desarrollo sucesivo de una serie de capas concéntricas que fueron superponiéndose, en forma estratificada, alrededor del cerebro arcaico, que compartimos con los reptiles, anfibios y peces (Mac Lean, 1973). Mac Lean dio el nombre de cerebro reptiliano, o complejo R, a dicho cerebro arcaico, que comprende el tronco cerebral y varios núcleos situados en la profundidad del cerebro, como los ganglios basales. El cerebro reptiliano regula los mecanismos básicos relacionados con la reproducción y la autoconservación, como el ritmo cardíaco y la respiración, algunos impulsos básicos y los movimientos automáticos.

En los reptiles, rodeando al complejo R, comenzó a desarrollarse el sistema límbico, que alcanzó mucha mayor complejidad en los mamíferos. Este comprende partes del tálamo e hipotálamo, parte del córtex frontoorbitario y algunas estructuras situadas en la profundidad del lóbulo temporal, como el hipocampo y la amígdala. El sistema límbico está relacionado con las emociones, como ansiedad o ira, con diversos impulsos, como los sexuales o maternales, con el olfato y, a través del hipocampo, con la memoria a corto plazo y la consolidación de los recuerdos. Alrededor del sistema límbico, y únicamente en el caso de los mamíferos, se desarrolló el neocórtex, que alcanzó su mayor desarrollo en algunos cetáceos, en

primates no humanos y, sobre todo, en el ser humano (fig. 2.2). El neocórtex está relacionado con la percepción, la integración de distintas modalidades sensoriales, los actos motores voluntarios complejos, con las funciones cognitivas y, en el ser humano, con el lenguaje y la capacidad simbólica.

Cada uno de estos tres cerebros, siempre según Mac Lean, tendría su propia y específica inteligencia, subjetividad y sentido del espacio y del tiempo. La capacidad de raciocinio humana estaría condicionada por las emociones, que compartimos con el resto de los mamíferos, y por las pulsiones arcaicas heredadas de nuestros antepasados reptiles. Los datos que han ido acumulándose desde que se publicó esta teoría indican, sin embargo, que el modelo propuesto por Mac Lean en 1973 es demasiado simplista. Al contrario de lo que sostenía este autor, estudios más recientes muestran que las distintas estructuras cerebrales se encuentran conservadas a lo largo de la línea de los vertebrados. En todos los vertebrados dotados de mandíbulas, entre los que se encuentran todos los anfibios y la mayor parte de los peces, se han encontrado estructuras cerebrales que son homólogas no solo del sistema límbico, sino también del neocórtex (Striedter, 2005). Ello no quiere decir que Mac Lean estuviera totalmente equivocado. En los mamíferos se ha producido un aumento del tamaño cerebral, absoluto y relativo, el cual afecta especialmente al neocórtex. El cambio de tamaño de cualquier región cerebral se acompaña de cambios en su estructura interna. Pueden añadirse nuevas áreas cerebrales o las antiguas áreas pueden subdividirse en varias. Las nuevas áreas se especializan en diferentes funciones, mejorando el procesamiento de la información y la ejecución de conductas más variadas. En todo caso, con el aumento de tamaño se incrementa también la complejidad cerebral (Striedter, 2005).

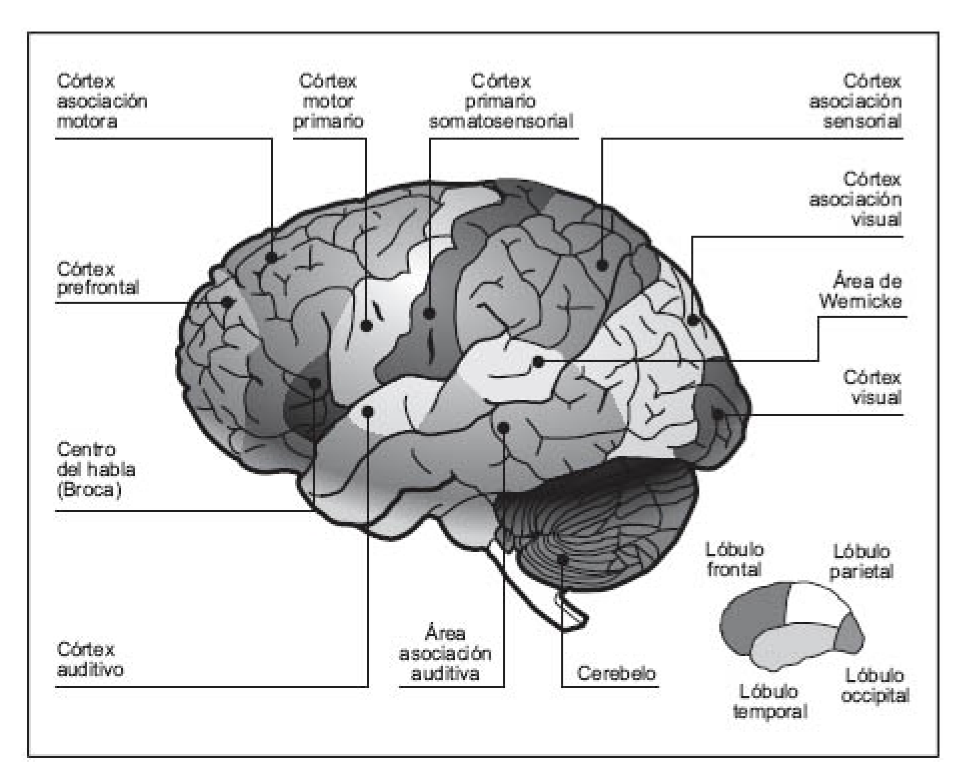


FIGURA 2.2. Lóbulos cerebrales, con indicación de las áreas de Broca y Wernicke.

El neocórtex en los mamíferos consiste en una lámina de seis capas, análoga a la estría ventricular dorsal de los reptiles, aunque esta es mucho más simple. En el telencéfalo dorsal de los anfibios se observa una estructura consistente en una sola lámina de células piramidales (neuronas de gran tamaño con múltiples y largas prolongaciones), las cuales reciben inputs del tálamo y bulbo olfatorio y en las que convergen diversas modalidades sensoriales. Dicha estructura parece ser el precursor del neocórtex de los mamíferos (Allman, 1999). Aunque otros vertebrados presenten estructuras homólogas al neocórtex, la complejidad de este se ha incrementado de tal manera en los mamíferos, que puede definirse como una estructura cerebral nueva (Striedter, 2005).

El aumento de tamaño de una estructura cerebral suele implicar un aumento de complejidad pero existen excepciones: los cetáceos presentan un neocórtex de tamaño superior al de la mayor parte de los mamíferos, pero estructuralmente más simple. Al aumentar desproporcionadamente el tamaño de una zona cerebral hace que esta tienda a contactar con zonas que

antes no inervaba, produciéndose una interacción entre estas zonas que no se daba en la especie ancestral, lo que puede llevar a mejoras funcionales. Las distintas regiones cerebrales evolucionan de forma coordinada, no independientemente unas de otras. El incremento del tamaño del neocórtex en los mamíferos, y especialmente en el ser humano, indujo la reorganización de las zonas cerebrales filogenéticamente más antiguas con las que este interactúa, por lo que, aunque como en otros animales la conducta humana está influida por pulsiones y necesidades primarias, resulta muy arriesgado afirmar, como se ha hecho, que estas apenas difieren de las de nuestros antepasados reptiles.

¿Qué presiones selectivas propiciaron el aumento de tamaño y complejidad cerebral que tuvo lugar en los mamíferos? Según el neurocientífico Harry Jerison (Jerison, 1973), los mamíferos descienden de reptiles que ocupaban nichos diurnos, en los que su sentido predominante era el de la vista. Los primeros mamíferos, con un aspecto y tamaño parecidos a los de una musaraña actual, tuvieron que adaptarse a nichos nocturnos, lo que propició el desarrollo adicional del oído y el olfato y la necesidad de áreas cerebrales de asociación para integrar dichos sentidos. Ello se tradujo en un incremento del tamaño cerebral. Tras la extinción de los dinosaurios, hace unos 65 millones de años, gran parte de los mamíferos se adaptaron de nuevo a nichos diurnos, lo que implicó readaptar la visión a la luz del día y la reorganización de las áreas visuales y de asociación que integran la visión y los sentidos del oído y el olfato, induciendo nuevos cambios en el tamaño y organización cerebral. Es probable que el neocórtex de los mamíferos evolucionara también como adaptación a la homeotermia. El aumento del gasto metabólico que supuso el mantenimiento de la homeostasis térmica requirió un importante incremento de la ingestión de alimentos, por lo que el aumento de complejidad del neocórtex favoreció el que los mamíferos encontraran comida con mayor facilidad (Allman, 1999).

La evolución del cerebro en los primates

Los primates se adaptaron a la luz del día, a vivir en los árboles, a alimentarse de hojas, frutos e insectos y a la vida en grupos sociales. Redujeron el sentido del olfato, pasando a depender más del oído y, sobre todo, del sentido de la vista. Adquirieron la visión en color, de la que carecen la mayor parte de los mamíferos y desarrollaron una precisa coordinación mano-ojo y habilidad manipulativa. Al vivir en grupos, adquirieron una conducta social compleja, dependiente, en gran parte, del aprendizaje. Necesitaban aprender muchas de las habilidades necesarias para su supervivencia, por lo que pasaron a depender mucho más tiempo del cuidado de los adultos. Como resultado, su desarrollo se hizo más lento, se volvieron más longevos y se produjo un incremento de su tamaño cerebral.

El incremento inicial del tamaño cerebral relativo en los primates reflejaba simplemente la disminución del tamaño corporal, típico de los animales arborícolas (Deacon, 1992). Progresivamente, sin embargo, fue aumentando el tamaño relativo del neocórtex, el cual fue más importante en unas especies que en otras. El cerebro suele ser de mayor tamaño en los primates que se alimentan de frutos que en los que se alimentan de hojas. El mono araña de América del Sur, que es frugívoro, pesa entre seis y ocho kilogramos y el peso de su cerebro es de 107 gramos. El mono aullador, que vive en la misma zona y se alimenta de hojas, tiene el mismo peso corporal que el mono araña, pero su cerebro pesa únicamente 50 gramos. El cerebro mayor de los primates frugívoros puede favorecer su supervivencia, al mejorar la capacidad de memoria que les permite recordar los lugares donde pueden encontrar frutos maduros. Además la dieta frugívora permite un mayor aporte energético, el cual permite a su vez un mayor crecimiento cerebral (Milton, 1988).

Una vida social compleja puede haber constituido otra presión selectiva que contribuyó al aumento del neocórtex en los primates: existe una relación directa entre el tamaño del neocórtex y el tamaño del grupo. Con la única excepción del orangután, los primates con mayor neocórtex son los que viven en grupos sociales mayores (Dunbar, 1992). Los orangutanes constituyen una embarazosa excepción, dado que poseen un neocórtex de gran tamaño a pesar de ser animales solitarios. Como todos los grandes simios, son una especie de desarrollo lento que depende

mayoritariamente del aprendizaje social. Al igual que ocurre en los chimpancés, algunas poblaciones presentan culturas simples, en las que determinadas habilidades, como el uso de instrumentos sencillos y el desarrollo de innovaciones, se transmiten de generación en generación. La posesión de dicha protocultura, o capacidad de aprender mediante observación y emulación de las habilidades e innovaciones desarrolladas por otros individuos, al exigir un nivel alto de inteligencia, pudo llevar quizá a un neocórtex mayor (Van Schaik, 2003). Pero no todos los grupos de orangutanes estudiados presentan protoculturas. Tal vez la razón de que los orangutanes posean un cerebro grande sea simplemente su longevidad. Los animales más longevos están expuestos a una variabilidad ambiental mucho mayor que los animales de vida corta, por lo que la selección natural podría haber propiciado en ellos las capacidades de aprendizaje y conducta flexible y, por lo tanto, el aumento del tamaño cerebral (Allman, 1999). Existe también la posibilidad de que los orangutanes no constituyan en realidad una excepción respecto al resto de los primates y que la sociabilidad haya jugado, también en ellos, un papel de cierta importancia en su evolución cerebral. Aunque no viven en grupos, los orangutanes comparten su territorio con otros miembros de su especie. En un mismo territorio suelen vivir un macho adulto junto con varias hembras y machos jóvenes, que con cierta frecuencia se ven obligados a interaccionar entre sí, por lo que quizá su vida social sea más compleja de lo que se había supuesto (C. Maté, comunicación personal). A pesar de ello los orangutanes presentan una reducción de tamaño, respecto al resto de los grandes simios, de ciertas estructuras del sistema límbico relacionadas con la vida social, tales como la amígdala o el córtex orbitofrontal, lo que posiblemente refleja su naturaleza semisolitaria (Rilling, 2008).

El cerebro de los primates ha experimentado también una reorganización estructural. Todos los primates tienen nueve, o más, áreas premotoras en su córtex frontal, mientras que los mamíferos no primates presentan solo de dos a cuatro. Los primates son los únicos mamíferos que presentan un área ventral premotora especializada en los movimientos de la boca y del brazo, que parece ser homóloga del área de Broca humana, relacionada con la generación del lenguaje. Dicha área está implicada en la

coordinación mano-ojo y en la destreza manual. El córtex somatosensorial se expandió también en los primates, añadiendo nuevas áreas, como el área 55, conectadas con el córtex motor y con la médula espinal, lo que contribuyó también a la mejora de la coordinación motora.

En el cerebro de los primates se produjo, sobre todo, un aumento del tamaño, absoluto y relativo, del córtex prefrontal, el cual interviene en la memoria operativa, la planificación y la toma de decisiones. El córtex prefrontal presenta varias subdivisiones, como el córtex cingulado anterior, el córtex orbitofrontal, relacionado con el control de los impulsos y conducta social, y el córtex prefrontal lateral. El córtex prefrontal lateral parece ser exclusivo de los primates. Está relacionado con la memoria de trabajo u operativa, o capacidad de mantener simultáneamente en la conciencia una serie de recuerdos y relacionarlos con la situación del momento, con la toma de decisiones y con las capacidades de considerar interpretaciones distintas ante una misma situación y de imaginar escenarios alternativos (Striedter, 2005). El desarrollo del córtex prefrontal lateral tiene probablemente relación con la evolución de nichos sociales más complejos y permite una mejor memoria y habilidad para encontrar y extraer alimentos. Por encima de todo, la consecuencia más importante de la evolución del córtex prefrontal lateral en los primates fue el desarrollo de una conducta más flexible y variada.

Con posterioridad, los antepasados del ser humano desarrollaron cerebros más complejos que los de cualquier otro animal, capaces de pensamiento conceptual y comunicación mediante el lenguaje, lo que condujo al desarrollo de la cultura, a la formación de una imagen mental mucho más rica y compleja del universo y al control y transformación del medio para adaptarlo a sus necesidades, en lugar de adaptarse a él mediante modificaciones anatómicas y fisiológicas, como habían hecho el resto de las especies animales hasta entonces. Con la emergencia del género *Homo* la vida había desarrollado su forma pensante.

3

Características del cerebro humano

El hombre es hombre por su cerebro y obtuvo su cerebro por ser un primate y descendiente de primates.

W. HOWELLS

Como hemos visto en el primer capítulo, hace 3 millones de años nuestros antepasados eran simios bípedos, probablemente no mucho más inteligentes que un chimpancé. Al terminar el Pleistoceno, hace unos 10.000 años, el tamaño de su cerebro se había triplicado y no presentaban diferencias cognitivas significativas con el ser humano moderno. Las presiones selectivas ecológicas, sociales y culturales que se dieron en los últimos 3 millones de años promovieron la selección de genes que reorganizaron el cerebro de nuestros antepasados primates, transformando a un simio en *Homo sapiens*. ¿Qué cambios cerebrales, funcionales y estructurales nos convirtieron en humanos? ¿Qué genes están relacionados con dichos cambios? ¿Qué presiones selectivas promovieron la selección de dichos genes? ¿Continúa todavía la evolución cerebral en la especie humana?

Todavía estamos muy lejos de contestar la mayor parte de estas preguntas, pero empezamos a tener ya algunas respuestas. La paleoantropología, la paleoecología humana y la arqueología prehistórica contribuyen al conocimiento de las posibles presiones selectivas responsables de la selección de dichos genes. La primatología, por su parte, aporta datos sobre las probables capacidades cognitivas de nuestros antepasados prehumanos. A todo ello se añaden actualmente los hallazgos de la neurociencia cognitiva y de la genómica, entre los que se cuentan la

posibilidad de estudiar los cambios estructurales cerebrales y de expresión de genes relacionados con las capacidades cognitivas que nos caracterizan como humanos. Así, en las últimas dos décadas han aumentado de forma espectacular nuestros conocimientos sobre la neurogenética, la neurobioquímica, la función neuronal, la neurotransmisión, el desarrollo cerebral, la plasticidad sináptica, la memoria, la percepción, las emociones, el lenguaje y las funciones cognitivas complejas. Profundizar en el estudio de dichas funciones permitirá una mejor comprensión de «cómo» funcionan nuestro cerebro y los procesos mentales, pero no nos explican el «porqué». ¿Cuáles fueron las causas que promovieron la transformación de un cerebro y mente no muy distintas a las de un simio en un cerebro humano, capaz de lenguaje y razonamiento? ¿Qué cambios genéticos, funcionales y estructurales produjeron el cerebro humano?

Aumento de tamaño

Los animales que presentan un mayor tamaño corporal requieren también cerebros de mayor tamaño para que se produzca una coordinación adecuada de sus funciones sensoriales, motoras, vegetativas y cognitivas. Animales de gran tamaño, como elefantes y ballenas, poseen cerebros mucho más grandes que el del ser humano, a pesar de lo cual no dan muestras de una inteligencia superior a la de este. Ello es así porque las capacidades cognitivas parecen tener más relación con el tamaño cerebral relativo que con el tamaño cerebral absoluto. El tamaño cerebral relativo se calcula mediante el cociente o índice de encefalización, que se obtiene mediante una fórmula logarítmica que mide la disparidad entre el tamaño que debería tener el encéfalo de un animal (tamaño esperado) y el tamaño que en realidad tiene (tamaño encontrado). Cuando el índice de encefalización de una especie es igual a 1, quiere decir que el tamaño esperado y encontrado es igual y que, por lo tanto, posee un cerebro que corresponde a su tamaño corporal. Si es menor que 1 la especie tiene un encéfalo menor al que le correspondería, mientras que los índices de encefalización superiores a 1 indican la posesión de cerebros mayores a lo esperado. Los mamíferos y algunas aves tienen índices de encefalización muy superiores a los de los

reptiles, anfibios y peces. Entre los mamíferos, el perro, como la mayor parte de los carnívoros, tiene un índice de encefalización de uno: el tamaño de su cerebro es el esperado para un mamífero de su peso corporal. El elefante posee un cerebro de 5.000 gramos, frente a los 1.350 de *Homo sapiens*, a pesar de lo cual su índice de encefalización es de 1,9, casi el doble que el de un mamífero promedio, pero claramente inferior al del ser humano. La oveja y el ratón, por su parte, tienen índices de encefalización de 0,7 y 0,6, respectivamente, inferiores a los esperados en mamíferos de su tamaño (Rosenzweig, Leiman y Breedlove, 1999).

Los primates son mamíferos muy encefalizados y los índices de casi todos ellos son superiores a 1. El índice de encefalización del chimpancé es de 2,6 y el del ser humano de 7,1, lo que significa que el cerebro del *Homo sapiens* es más de 7 veces mayor de lo que le correspondería a un mamífero con nuestro peso corporal (Arsuaga y Martínez, 1998). Los mamíferos que presentan mayores índices de encefalización después del ser humano son los delfines, que llegan a tener índices superiores a 4. Si el índice de encefalización se estima calculando el peso encefálico ideal a partir de los datos referentes a primates haplorrinos, el índice de encefalización de *Homo sapiens* es de 2,9, tres veces mayor a lo esperado en un primate con nuestro tamaño corporal. Siguiendo esta regla, el índice de encefalización de un chimpancé sería de 1,1 y el de un gorila de 0,7, ligeramente inferior al esperado para un primate de su tamaño y peso (Holloway, 1996). En cuanto a los índices de los homínidos fósiles, siempre referidos a los primates, serían los siguientes: *Australopithecus afarensis* tendría un índice de encefalización de 1,3; *Australopithecus africanus* de 1,4; *Homo habilis* y *Homo rudolfensis* de 1,8 y *Homo ergaster/erectus* de 1,9. El tamaño cerebral en los *Australopithecus* era ya un 30 por 100 mayor que el de los grandes simios actuales (Arsuaga y Martínez, 1998).

Gran parte del aumento del tamaño cerebral en las diversas especies de homínidos parece haber sido proporcional al aumento de la masa corporal, pero se produjeron aumentos sin relación al incremento de masa corporal en dos ocasiones. La primera de ellas tuvo lugar hace aproximadamente dos millones de años, con las primeras especies de *Homo*: *Homo habilis, Homo rudolfensis* y *Homo ergaster.* Los *Homo habilis* y *Homo rudolfensis*

desarrollaron cerebros entre 600 cc y 750 cc, frente a los 450 cc de los *Australopithecus* (fig. 3.1). *Homo ergaster* presentaba un cerebro de 800 cc, pero su índice de encefalización no era significativamente superior al de *Homo habilis/rudolfensis*, dado que era proporcional al aumento de su masa corporal. Aunque se produjo un aumento del tamaño cerebral absoluto, el tamaño cerebral relativo no aumentó significativamente durante el millón de años que siguió a la aparición de *Homo ergaster.*

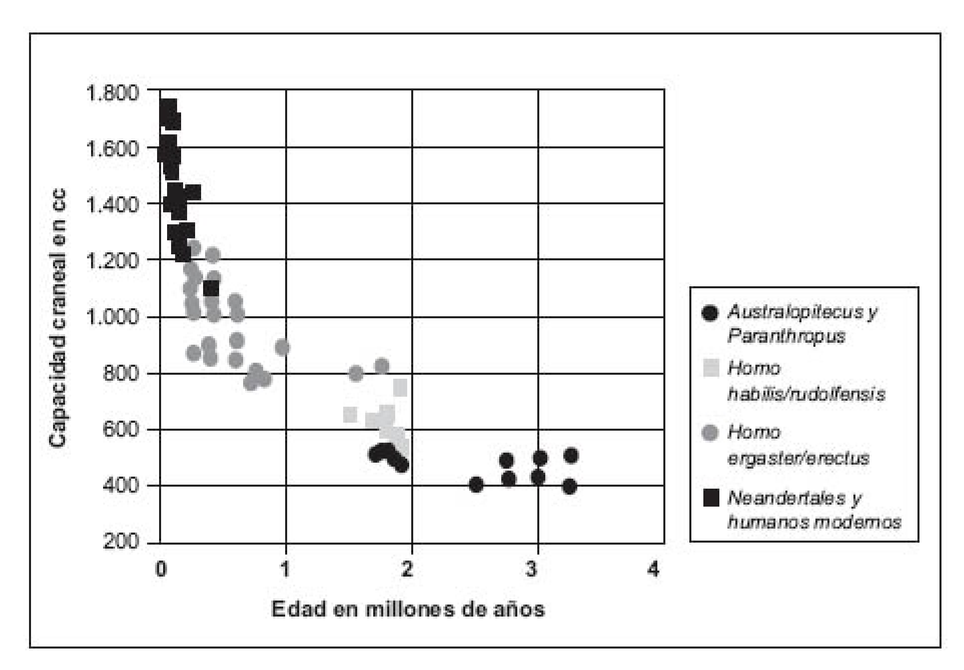


FIGURA 3.1. incremento del tamaño del cerebro en los últimos 4 millones de años (modificado a partir de Aiello y Wheeler, 1995).

El segundo (y mayor) incremento no alométrico del tamaño cerebral, de aproximadamente 500 cc, tuvo lugar durante el Pleistoceno medio, hace entre 600.000 y 200.000 años (Ruff *et al*., 1997). Dicho aumento se produjo de forma independiente en África, en los antepasados de *Homo sapiens*, y en Europa, en los antepasados de los neandertales. Como hemos visto, estos últimos llegaron a tener un cerebro de 1.500 cc, con un índice de encefalización prácticamente idéntico al nuestro. El tamaño cerebral no ha experimentado nuevos aumentos en los últimos 200.000 años. En los últimos 35.000 años se ha producido una disminución del 10 por 100 del

tamaño cerebral medio en nuestra especie. Pero el tamaño corporal del ser humano disminuyó un 12 por 100 en el mismo periodo, por lo que no se produjo una disminución del tamaño cerebral relativo.

Ahora bien, los hallazgos de Bruce Lahn y colaboradores indican que algunos de los genes relacionados con el aumento del tamaño cerebral parecen haber continuado evolucionando, sometidos a la selección natural, hasta épocas muy recientes y que quizá continúen haciéndolo todavía. Entre los genes que han sido sometidos a una selección positiva en el ser humano, es decir, que han sido favorecidos por la selección natural, se encuentran genes relacionados con el aumento del tamaño cerebral, como *ASPM* y *microcefalina*. La variante más frecuente de *microcefalina* apareció hace alrededor de 37.000 años, y aumentó su frecuencia en forma extraordinariamente rápida, lo que indica que fue seleccionada por conferir determinadas ventajas adaptativas. Lo mismo ocurrió con una variante del gen *ASPM*, también relacionado con el aumento del tamaño cerebral, solo que, en este caso, la variante seleccionada apareció hace unos 5.800 años, es decir, ya en época histórica, coincidiendo con el inicio de la construcción de las primeras ciudades (Evans *et al*., 2005; Mekel-Bobrov *et al*., 2005).

Dado que el aumento de tamaño cerebral ya había cesado hacía tiempo en el ser humano cuando se produjeron dichas mutaciones, estas deben haber proporcionado otras ventajas adaptativas que no conocemos todavía, posiblemente de tipo cognitivo, aunque no forzosamente. Algunos autores sugieren que dichas ventajas podrían estar relacionadas con un aumento de la habilidad lingüística, pero existen todavía pocos datos a favor de esta hipótesis. Era previsible, hasta cierto punto, que entre los genes seleccionados durante la evolución cerebral humana se encontraran los relacionados con el aumento del tamaño cerebral y con el control motor del lenguaje.

El caso de Flores

El aumento de tamaño cerebral conduce a una reorganización estructural, con incremento de la interacción entre diversas áreas. Pero ¿explica el simple aumento del tamaño cerebral las especializaciones propias del

cerebro humano, como el lenguaje, la capacidad de crear y transmitir una cultura simbólica o las capacidades de construir y utilizar herramientas o representarnos los estados mentales de los demás? El aumento del tamaño cerebral, por sí solo, incrementaría quizá la capacidad de procesar la información y la inteligencia general, pero podría no ser capaz de inducir las especializaciones cerebrales específicas de una especie. Dichas especializaciones se desarrollarían únicamente en el caso de producirse cambios cerebrales asociados a la adaptación a nuevos entornos ecológicos. En este caso se seleccionarían determinados genes que conducirían a cambios en la diferenciación y conectividad neuronal y al desarrollo de nuevas capacidades perceptivas, conductuales y cognitivas (Aboitiz, 1994).

En la isla de Flores, al este de Java, se han descubierto recientemente restos de individuos de solo 18.000 años de antigüedad, cuya altura no sobrepasaba un metro y con una capacidad cerebral de solo 400 cc (Brown *et al*., 2004). Los restos de dichos individuos estaban asociados a instrumentos líticos y algunos paleoantropólogos opinan que podrían ser descendientes de *Homo erectus*, los cuales habrían reducido su tamaño corporal y cerebral al adaptarse a las condiciones de vida insulares, hecho que se ha producido en numerosas ocasiones en otras especies de mamíferos. Si alguna vez llegara a demostrarse que dichos homínidos, con un cerebro de tamaño similar al de un chimpancé, fueron capaces de producir instrumentos líticos relativamente complejos, ello constituiría una prueba decisiva a favor de que las capacidades cognitivas que nos caracterizan como humanos están mucho más relacionadas con la organización del cerebro que con su tamaño (fig. 3.2).

Sin embargo, no es seguro que *Homo floresiensis* sea el autor de la industria lítica que se le atribuye, la cual podría haber sido producida por *Homo sapiens*. También es dudoso que *Homo erectus* experimentara una reducción tan drástica del tamaño cerebral, que habría disminuido alrededor de 500 cc. Los pigmeos han reducido su tamaño corporal, pero su cerebro es del mismo tamaño que el del resto de los humanos. Otra posibilidad sería que los supuestos *Homo floresiensis* no fueran mas que ejemplares de *Homo sapiens* microcefálicos, pero su estructura cerebral parece distinta a la de estos y además resultaría sorprendente encontrar restos de varios

individuos afectos de una malformación tan poco común. No puede descartarse totalmente que *Homo floresiensis* fuera un descendiente de homínidos anteriores a *Homo erectus*, con cerebros mucho más pequeños que el de este y quizá incapaces de fabricar instrumentos líticos.

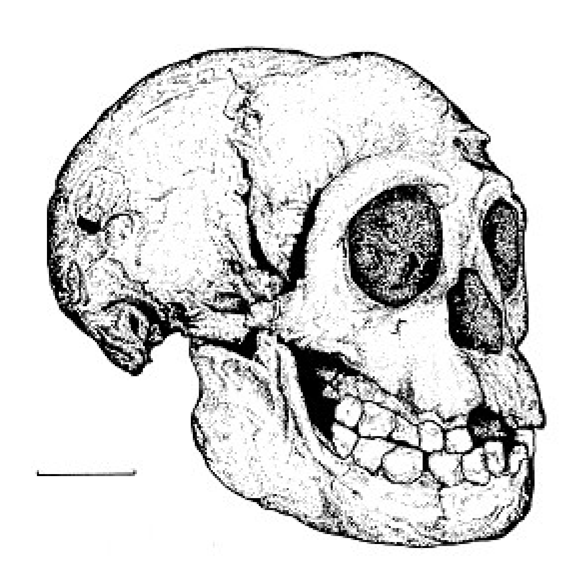


FIGURA 3.2. Cráneo de *Homo floresiensis*.

Si admitimos que *Homo floresiensis* es un descendiente de estas poblaciones tardías de *Homo erectus*, hay que suponer que, de alguna manera, la evolución ha dado «marcha atrás» en lo que respecta a las dimensiones corporales y al tamaño del cerebro. Sabemos que procesos de este tipo se han dado repetidas veces en la historia de la vida y, muy especialmente, en las formas de mamíferos que quedaron aisladas en alguna isla. Así, es bien conocido el caso de elefantes, ciervos e hipopótamos que, durante el último millón de años, han colonizado diversas islas del Mediterráneo y también del Extremo Oriente. En todos los casos se observa una reducción extrema del tamaño, que en algunos de ellos llega a convertirlos en pequeñas mascotas de no más de un metro de altura. Una de estas variantes enanas de elefante, *Stegodon*, se encuentra también en la isla de Flores acompañando a *Homo floresiensis*. Es muy probable, por tanto, que *Homo floresiensis* corresponda a un caso de evolución insular semejante al que ha afectado a otro tipo de mamíferos en similares condiciones.

Ahora bien, mientras que la teoría de la evolución insular permite explicar las peculiaridades anatómicas de *Homo florensiensis*, hay un aspecto que todavía se resiste, y es el del tamaño extremadamente reducido del cerebro, comparable casi al de un *Australopithecus*. Ciertamente, una reducción del tamaño del cuerpo comporta también una reducción equiparable del cerebro. Y es más, hoy sabemos que en las formas insulares esta reducción correlativa del cerebro es todavía mayor. Sin embargo, aun sumando estos efectos asociados, se hace difícil explicar una reducción del cerebro que afecte a dos terceras partes del mismo. Y es aquí cuando tenemos que volver la mirada a las poblaciones primigenias que invadieron Indonesia por primera vez y a su patria de origen: Georgia, al sur del Cáucaso.

En efecto, si comparamos a *Homo floresiensis* con las variantes de *Homo erectus* de hace un millón de años de Java, o incluso con las formas arcaicas de *Homo erectus* de hace millón y medio de África (también conocidas como *Homo ergaster*), la diferencia en el tamaño del cerebro sigue siendo brutal. Pero gracias a los hallazgos realizados en el yacimiento de Dmanisi, hoy sabemos que los primeros homínidos que abandonaron África hace casi dos millones de años y colonizaron el continente asiático hasta Java eran mucho más arcaicos, próximos a la especie *Homo habilis* y con un tamaño del cerebro entre 600 cc y 700 cc. Una reducción del cerebro de 600 cc a 400 cc es ciertamente significativa, pero no tan monumental como la que se requiere para pasar del cerebro de un robusto *Homo erectus* al de *Homo floresiensis*. ¿Cabe imaginar que los remotos representantes de nuestro género que colonizaron Flores hace casi un millón de años retenían un grado de arcaísmo similar al de los homínidos de Dmanisi, incluida una capacidad craneana reducida? Porque, en tal caso, el salto evolutivo hacia atrás que demanda el caso de Flores no habría sido tan espectacular.

Sea como fuere la interpretación de los homínidos de Flores, los datos disponibles hacen que la hipótesis más probable sea que las propiedades que nos caracterizan como humanos tengan relación tanto con el aumento del tamaño del cerebro, como con los cambios estructurales y funcionales que tuvieron lugar durante nuestra evolución cerebral.

Reorganización cerebral

Existen numerosas evidencias anatómicas de que en la evolución cerebral humana se ha producido no solo un aumento de tamaño, sino una reorganización estructural, que hizo posible el desarrollo de las capacidades cognitivas que caracterizan a nuestra especie. Aunque la información que proporcionan los moldes endocraneales de los homínidos fósiles es limitada, dicho método ha permitido detectar algunos de los cambios estructurales ocurridos durante la evolución cerebral en el género *Homo*. Así, los *Australopithecus* mostraban ya un ligero aumento de las áreas de asociación parietal en relación a los grandes simios (Holloway, 1996), aunque no todos los investigadores están de acuerdo con ello (Falk, 1992). Hace entre 3 y 2 millones de años se produjo un aumento de tamaño del lóbulo frontal derecho con respecto al izquierdo y de la zona parieto-occipital izquierda con respecto a la derecha.

Entre 2,5 y 1,8 millones de años atrás se produjo una reorganización del lóbulo frontal en las primeras especies del género *Homo*, sobre todo de la tercera circunvolución frontal inferior, la cual contiene el área de Broca, relacionada, como veremos más adelante, con la producción del lenguaje, que adquirió un aspecto parecido al que presenta en el ser humano actual. En las primeras especies de *Homo* también se produjo una reducción del córtex visual primario (Holloway, 1996). En los últimos 500.000 años se produjo un aumento del tamaño cerebral, pero los moldes endocraneales no revelan cambios significativos en la morfología cerebral frontal durante este periodo (Bookstein *et al*., 1999). Los estudios de Bruner con moldes endocraneales, sin embargo, demuestran que el cerebro de los seres humanos anatómicamente modernos se caracteriza, sobre todo, por el aumento de tamaño de los lóbulos parietales. El aumento de tamaño parietal parece haberse iniciado ya en los *Australopithecus* mucho antes de que se produjera el aumento de tamaño de los lóbulos frontales. Los lóbulos parietales son áreas de asociación que intervienen en la integración de diferentes modalidades sensoriales, en la coordinación espacial, en la atención y en la representación interna de la realidad. El sistema

frontoparietal en *Homo sapiens* constituye una compleja red relacionada con las facultades mentales humanas más elevadas, como la capacidad de razonar (Bruner, 2004; Bruner y Holloway, 2010).

A partir de finales del Pleistoceno y durante el Holoceno parece haberse producido un ligero aumento de tamaño del cerebelo en relación a los hemisferios cerebrales. El cerebelo regula la coordinación motora, presenta múltiples conexiones con el neocórtex e interviene en la secuenciación motora compleja y en algunos aspectos cognitivos, como la habilidad lingüística, por lo que su mayor desarrollo en el Holoceno y últimas fases del Pleistoceno puede haber resultado adaptativo en un mundo de creciente complejidad cultural (Weaver, 2005).

No todas las regiones cerebrales aumentaron en tamaño o complejidad durante la evolución del género *Homo*. Gran parte del aumento del tamaño cerebral ocurrió gracias a la expansión del neocórtex. La proporción entre la sustancia gris del neocórtex y el tronco cerebral es de 30:1 en los chimpancés y de 60:1 en los seres humanos modernos. A lo largo de la evolución humana también se incrementaron las proyecciones del neocórtex al tronco cerebral y a la médula espinal. El neocórtex humano ha incrementado también el acceso directo a las neuronas motoras encargadas de inervar las mandíbulas, los músculos de la cara, la lengua y las cuerdas vocales (Striedter, 2005). En relación a los grandes simios, en los seres humanos se ha producido no solo un aumento global del neocórtex, sino también un mayor número de circunvoluciones a las esperadas en las áreas de asociación, lo que implica la posesión de unas áreas de asociación relativamente mayores, y un aumento de la sustancia blanca en relación a la sustancia gris cerebral, particularmente evidente en la sustancia blanca prefrontal, desproporcionadamente más grande en los seres humanos que en los primates no humanos (Rilling y Insel, 1999). El aumento de tamaño de las áreas de asociación refleja el incremento de la capacidad de procesamiento cerebral en dichas áreas. El aumento relativo de la sustancia blanca indica un mayor número de conexiones entre neuronas neocorticales.

En el ser humano se observan asimetrías anatómicas entre ambos hemisferios cerebrales, que reflejan una lateralización y especialización hemisférica en distintas funciones o dominios. La lateralización hemisférica

se tratará con más detalle en el capítulo sobre lenguaje y comunicación. La mayor parte de funciones relacionadas con el lenguaje se llevan a cabo en el hemisferio izquierdo, aunque otras, como la prosodia o entonación emocional, tienen lugar en el hemisferio derecho. Como en la práctica totalidad de funciones cognitivas, en el lenguaje participan diversas regiones cerebrales interconectadas. Las funciones cognitivas no suelen tener lugar en áreas aisladas, sino en redes que comprenden distintas zonas, corticales y subcorticales. Una misma región cerebral puede participar en distintas funciones cognitivas. En el lenguaje intervienen no solo las áreas de Broca y Wernicke, situadas respectivamente en los lóbulos frontal y temporal izquierdos, sino otras áreas adyacentes, como el lóbulo prefrontal, y estructuras subcorticales, como los ganglios basales, los cuales participan también en la ejecución de movimientos secuenciales complejos.

La utilización de herramientas activa el córtex izquierdo, sea cual sea la mano utilizada. Las evidencias neurofisiológicas indican que el ser humano presenta especializaciones cerebrales, tanto para representar las interacciones de los objetos físicos como para la representación de las acciones manuales relacionadas con el uso de herramientas. Dichas funciones están representadas en el córtex temporal superior y el córtex parietal posterior y el córtex premotor, respectivamente (Preuss, 2004). Mediante nuevas técnicas de neuroimagen, como la resonancia magnética DTI, se ha detectado en el ser humano un haz de fibras que conectan el córtex temporal medio con el córtex parietal inferior. Dicho haz de fibras, mucho más grueso en el hemisferio izquierdo, es casi inexistente en los grandes simios y podría tratarse de una especialización del cerebro humano relacionada con la utilización de herramientas (Rilling, 2008).

El hemisferio derecho en los humanos lleva a cabo las funciones de atención y visuoespaciales. El reconocimiento de rostros, de gran importancia adaptativa en nuestra especie, tiene lugar bilateralmente en la cara inferior de la región témporo-occipital. Desde el punto de vista anatómico, en el cerebro humano se observa un aumento de tamaño del lóbulo frontal derecho con respecto al izquierdo y de la región parieto-occipital izquierda con respecto a la derecha. La fisura de Silvio presenta una mayor longitud en el hemisferio izquierdo y la región denominada

planum temporale es mayor en el hemisferio izquierdo que en el derecho. Dicha región comprende parte del área de Wernicke, implicada en la comprensión del lenguaje.

Estas diferencias anatómicas fueron interpretadas inicialmente como la demostración de que el ser humano presentaba una lateralización mucho mayor que el resto de los primates. Estudios más detallados demostraron posteriormente que las asimetrías en la fisura de Silvio se observaban también en los primates no humanos. Se ha demostrado recientemente que los chimpancés presentan asimetrías del planum temporale similares a las humanas y que, en los grandes simios, el área homóloga a la de Broca también es mayor en el hemisferio izquierdo (Preuss, 2004). Mediante resonancia magnética DTI, se ha descubierto recientemente que el fascículo arqueado izquierdo humano, que conecta las áreas de Broca y Wernicke, que intervienen respectivamente en la producción y comprensión de lenguaje, es mucho más grueso de lo que se había creído hasta hace poco y que sus terminaciones posteriores no se limitan al área de Wernicke, sino que se extienden por una gran parte del córtex temporal medio e inferior, una adaptación humana relacionada sin duda con la capacidad de lenguaje (Rilling, 2008).

Algunos neuroanatomistas creen que parte del lóbulo prefrontal lateral y las áreas 39 y 40 del lóbulo parietal inferior son exclusivamente humanas (Striedter, 2005), pero no todos están de acuerdo con ello (Preuss, 2004). En general, puede afirmarse que el ser humano posee las mismas áreas neocorticales que los grandes simios, aunque algunas de dichas áreas, y las conexiones que existen entre ellas, han experimentado importantes variaciones de tamaño en nuestra especie. Algunas regiones del cerebro humano no solo no experimentaron aumentos de tamaño y complejidad sino que se volvieron más pequeñas y simples, como el bulbo olfatorio. El área visual primaria humana presenta un tamaño menor al esperado para un neocórtex como el nuestro: dicha área ocupa un 5 por 100 del córtex del chimpancé y solo un 2 por 100 en el córtex humano. La zona del lóbulo temporal humano relacionada con el procesamiento del lenguaje y otros estímulos auditivos es mayor a lo esperado para un primate con nuestro tamaño cerebral. Como ya se ha dicho más arriba, parte del lóbulo parietal,

en la que se encuentran las áreas 39 y 40, ha aumentado también de tamaño durante la evolución humana. Dichas regiones están relacionadas con funciones visuoespaciales y, en el hemisferio izquierdo, con funciones analíticas y simbólicas.

Los expertos en neuroanatomía comparada han venido sosteniendo desde hace años que lo más característico de la evolución del cerebro humano fue el aumento de tamaño de los lóbulos frontales. Esta afirmación fue refutada por un estudio llevado a cabo por Semendeferi y colaboradores, en el que se compararon, mediante resonancia magnética, los cerebros de humanos, simios y monos. Las conclusiones del estudio fueron que el lóbulo frontal humano, que ocupa un 35 por 100 del volumen cortical total, no era significativamente mayor que el de los grandes simios, en términos relativos (Semendeferi, 1997). En términos absolutos, sin embargo, el lóbulo frontal humano es mucho mayor que el de cualquier simio. Mientras que las áreas motoras primarias del lóbulo frontal no han aumentado de tamaño en el cerebro humano en términos absolutos, sí ha habido un aumento significativo de tamaño, absoluto y relativo, en las áreas de asociación. El córtex prefrontal lateral ocupa un 29 por 100 del neocórtex humano y solo un 17 por 100 del de un chimpancé. Particularmente el área 10 del córtex prefrontal humano es mayor, en relación al resto del cerebro, que su homóloga en los grandes simios y presenta un mayor número de conexiones con otras áreas de asociación (Semendeferi *et al*., 2001).

El córtex prefrontal lateral está interconectado con otras áreas que han aumentado de tamaño durante la evolución del cerebro humano, como partes del córtex temporal y el córtex parietal posterior. En el ser humano parece haberse establecido un circuito entre el córtex prefrontal, otras áreas de asociación posteriores y algunos núcleos asociados, lo que sugiere que el córtex prefrontal lateral humano ejerce un mayor control que en el resto de los primates sobre otras áreas cerebrales (Striedter, 2005). El córtex prefrontal lateral interviene en funciones como la evocación de la memoria episódica, la memoria operativa, el control del lenguaje y la planificación de la conducta. Basándose en conocimientos y recuerdos, interviene en la capacidad de imaginar diversos escenarios posibles, encontrar analogías,

representarse nuevas soluciones para resolver problemas y en la realización de actos voluntarios, planificando, controlando y suprimiendo diversos actos motores. El aumento de tamaño y complejidad del córtex prefrontal lateral, permitió en el ser humano una mayor flexibilidad y variedad en la conducta, la capacidad de imaginar, fabricar y utilizar instrumentos y la habilidad de representarse los objetos simbólicamente, sin la cual no sería posible el lenguaje.

Cambios a nivel celular

Existen cambios estructurales entre el área visual primaria de humanos y grandes simios y la del resto de primates no humanos. La arquitectura de las neuronas y sus prolongaciones en la capa cuarta del área visual primaria de los seres humanos difiere de la del resto de los primates, incluidos los grandes simios (Preuss, 2004). El desarrollo de la capacidad lingüística parece haberse asociado a cambios de la estructura neuronal. Las ramificaciones dendríticas distales de las neuronas humanas pertenecientes al área de Broca, asociada a la expresión del lenguaje, muestran una longitud mucho mayor que la de sus homólogas del hemisferio derecho (Scheibel *et al*., 1985).

Las neuronas piramidales humanas pertenecientes a las áreas de asociación, especialmente las del córtex prefrontal, presentan una mayor arborización y mayor número de espinas dendríticas, es decir, un mayor número de conexiones, que las de los primates no humanos, lo que podría facilitar la integración de un mayor número de inputs (Elston *et al*., 2001). Desconocemos, sin embargo, si esto se aplica o no a los grandes simios, es decir, si dicho aumento de conectividad neuronal es, o no, un carácter derivado exclusivamente humano.

En el córtex cingulado anterior se ha encontrado un nuevo tipo de neuronas que se hallan únicamente en seres humanos y grandes simios. Dichas neuronas tienen forma de huso, por lo que se las ha denominado células fusiformes o de Von Economo, en honor al anatomista que las describió por primera vez (Allman, 1999). La concentración de células fusiformes es mayor en humanos que en simios y va disminuyendo en

relación a la distancia evolutiva que presentan estos con los seres humanos. Los bonobos tienen más que los chimpancés, los chimpancés más que los gorilas y los gorilas más que los orangutanes. El resto de los primates no presentan células fusiformes. El tamaño de las células fusiformes tiene relación directa con el tamaño cerebral. El córtex cingulado anterior está estrechamente conectado al córtex frontal orbital. Interviene en el autocontrol emocional, en la focalización de la atención, en la resolución de problemas, en el reconocimiento de errores y en las respuestas adaptativas a condiciones cambiantes, funciones todas ellas relacionadas con la conducta inteligente. Las células fusiformes surgieron hace unos 15 millones de años, en el antepasado común de humanos y grandes simios. Presentan amplias conexiones con otras regiones cerebrales y podrían intervenir en la coordinación de la actividad de dichas partes, en el autocontrol y en la resolución de problemas difíciles. Las células fusiformes no aparecen hasta meses después del nacimiento y parecen ser extremadamente susceptibles a diversos factores ambientales. Recientemente se ha descrito la existencia de células similares en elefantes y algunos cetáceos, lo que constituye probablemente un ejemplo de evolución convergente, ocurrida en animales que, como los grandes simios, se caracterizan por poseer cierto grado de autoconciencia y una inteligencia relativamente elevada.

Existe una relación funcional entre el córtex cingulado anterior y el área 10 del córtex prefrontal, relacionada con la recuperación del recuerdo de experiencias pasadas, la capacidad de planificar respuestas adaptativas y la toma de decisiones. El córtex cingulado anterior evaluaría el estado actual y el área 10 compararía el contexto actual con la experiencia pasada, calculando posibilidades, formulando estrategias y escogiendo la conducta a seguir. El aumento de tamaño y conectividad del área 10 prefrontal y la aparición de las células fusiformes pueden haber sido cruciales en el aumento de la inteligencia y de la capacidad de responder de forma adaptativa a condiciones cambiantes (Allman *et al*., 2002).

Cambios en el desarrollo cerebral

Al adquirir la posición bípeda se produjo un estrechamiento de la pelvis y, por lo tanto, del canal del parto. Los primeros miembros del género *Homo*, al presentar un cerebro mayor, precisaban canales del parto más anchos, lo que implicaba una pelvis también más ancha. Pero una correcta marcha bípeda imponía un límite a la anchura pélvica femenina. La solución encontrada por la selección natural fue que las crías nacieran en una etapa más inmadura. Aunque en el ser humano el periodo de gestación es ligeramente más largo que el esperado para un primate de su tamaño, este nace en una fase más inmadura que el resto de los primates, por lo que gran parte del incremento del desarrollo cerebral se produce después del nacimiento. Posponiendo una gran parte del desarrollo cerebral al periodo posnatal, los antepasados del ser humano pudieron aumentar su tamaño cerebral sin un excesivo aumento del tamaño craneal del recién nacido. Los grandes simios, sin embargo, nacen también en fases relativamente inmaduras, por lo que esta tendencia parece haberse iniciado en etapas anteriores al comienzo del bipedismo. Al nacer, el cerebro de un macaco ha completado ya el 70 por 100 de su desarrollo, mientras que el de un chimpancé solo ha completado un 40 por 100 y el de un ser humano únicamente un 25 por 100 (Coqueugniot *et al*., 2004). El cerebro de los simios antropoides, y especialmente el humano, está, por lo tanto, expuesto a un mayor número de estímulos durante su etapa de desarrollo, lo que quizá podría facilitar la producción de un mayor número de conexiones sinápticas.

El cerebro humano presenta también un desarrollo mucho más lento que el de los primates no humanos. Tanto macacos como seres humanos inician la mielinización cerebral antes del nacimiento. La mielinización consiste en el recubrimiento de los axones, o prolongaciones neuronales, por una capa de proteínas y lípidos denominada mielina. La sustancia blanca cerebral está constituida mayoritariamente por mielina. Dicha capa de mielina permite una mejor conducción de los impulsos nerviosos, mejorando las conexiones entre distintas áreas cerebrales y el funcionamiento cerebral global. Ambas especies muestran un patrón de mielinización similar en el momento del nacimiento, excepto en lo que se refiere a la mielinización del neocórtex, presente ya en macacos recién

nacidos pero no en humanos, en los que se inicia un mes después del nacimiento y continúa hasta los ocho años. En los macacos la mielinización cortical se produce entre tres y cuatro veces más rápido que en los humanos y termina a los dos años de edad (Parker y McKinney, 1999). El desarrollo de algunas áreas de asociación cerebral, especialmente los lóbulos prefrontales, puede prolongarse en el ser humano hasta bien entrada la tercera década de la vida. El ritmo de formación de sinapsis varía entre distintas áreas corticales: la sinaptogénesis, o formación de nuevas conexiones sinápticas, tarda mucho más en completarse en el córtex frontal que en la corteza visual primaria.

El periodo de crecimiento cerebral es mucho más largo en seres humanos que en los grandes simios. Mientras que en el chimpancé el cerebro alcanza el tamaño adulto a los cinco años, en *Homo sapiens* el periodo de crecimiento cerebral es tres veces mayor (Bogin 2006). Los seres humanos retienen también una tasa de crecimiento cerebral fetal muy elevada, es decir, durante mucho más tiempo que el chimpancé (Leigh, 2004). La rápida expansión del tamaño cerebral en el género *Homo* parece haberse conseguido mediante la expansión del periodo de crecimiento fetal y, sobre todo, infantil y el mantenimiento de una tasa de crecimiento fetal durante un periodo más largo que el de los simios antropoides, sus parientes más próximos. Dichos cambios implican la retención de características infantiles durante largos periodos de tiempo. A la retención de características infantiles en la edad adulta o durante largos periodos se le da el nombre de *neotenia*. El gran tamaño cerebral humano y su elevado número de conexiones parecen ser, por lo menos en parte, el resultado de la retención en nuestra especie de características neoténicas.

Los animales de cerebro grande necesitan más tiempo para desarrollarse, por lo que dependen del cuidado parental durante periodos muy largos, tendencia que se acentuó significativamente en el género *Homo*. Tanto en los grandes simios como en las diversas especies de *Homo* que han existido, los padres debían vivir mucho más allá de la madurez sexual para asegurar la supervivencia de las crías (Allman, 1999). En chimpancés, la experiencia materna incrementa el éxito de las crías adultas y las madres contribuyen al estatus social de sus hijos. La selección natural,

por lo tanto, favoreció a aquellos genes que potenciaban la longevidad de los adultos (Allman, 1999). En la mayor parte de los primates son las hembras las que cuidan de sus crías. Gran parte del aprendizaje en los seres humanos depende de la transmisión de conocimientos mediante enseñanza intencional a través del lenguaje, es decir, de la cultura simbólica. En el caso particular del ser humano, dicha enseñanza no se encuentra a cargo exclusivamente de la madre, sino también de padres, abuelos, tíos y otros adultos.

Los estudios de Hawkes muestran que en sociedades de cazadores-recolectores las mujeres en edad posreproductiva contribuyen a la supervivencia de sobrinos y nietos, al aportar a estos alimentos ricos en calorías, además de conocimientos y experiencia (Hawkes *et al*., 1998). Es por ello que, en el caso único del ser humano, podría haber habido una selección para una mayor longevidad, superior a la que se produjo en grandes simios y otros animales de gran cerebro, actuando contra genes cuya acción deletérea no se suele manifestar hasta edades avanzadas de la vida.

La longevidad humana creció en más de un 20 por 100 en los últimos 30.000 años. Hasta entonces la longevidad máxima se había situado en cuarenta y cinco años, aproximadamente. A finales del Pleistoceno, desde el inicio de la etapa cultural conocida como Paleolítico superior, empiezan a ser relativamente frecuentes los restos de individuos de edad superior a los cincuenta años, e incluso unos pocos comenzaron a sobrepasar los sesenta (Klein, 1999). Es posible que el aumento de longevidad humana, ocurrido durante el Paleolítico superior, no se debiera únicamente a factores culturales. Aunque, como se verá más adelante, durante este periodo se desarrollaron importantes avances tecnológicos, los seres humanos, como sus antepasados, siguieron siendo cazadores-recolectores. La selección de la longevidad pudo tener relación con la creciente importancia de las relaciones entre distintas generaciones, que supuso el aumento de complejidad de la cultura simbólica, la cual requería la transmisión social y almacenamiento en la memoria de gran cantidad de información. En dichas condiciones, la experiencia de los ancianos pudo llegar a ser más necesaria que nunca (Caspari *et al*., 2004).

Cambios genéticos

El cerebro humano es un órgano extremadamente complejo, que lleva a cabo gran número de funciones, algunas exclusivas de nuestra especie, y en el cual se expresan alrededor de una tercera parte de los genes que componen nuestro genoma. Ya hemos visto el caso de los ASPM y las microcefalinas. ¿Se ha dado una selección positiva en otros genes relacionados con la función cerebral? Los avances de la genética y proteómica y la reciente secuenciación de los genomas del ser humano y del chimpancé están permitiendo, por primera vez, detectar las variaciones en la estructura y expresión genética cerebral relacionadas con los cambios estructurales y funcionales ocurridos durante la evolución del cerebro humano.

Entre los genes que han incrementado su expresión en el cerebro humano, la mayor parte, como *CaMK2*, se encuentran relacionados con la transmisión y la plasticidad sináptica. También se ha encontrado incremento de la expresión de genes relacionados con la neuroprotección, especialmente ante factores relacionados con la edad avanzada, como el estrés oxidativo, y de genes relacionados con el metabolismo aerobio y la función mitocondrial (Cáceres *et al*., 2003; Uddin *et al*., 2004). Salvo los relacionados con la neuroprotección, el resto de los genes que habían incrementado su expresión en el cerebro humano estaban directa o indirectamente relacionados con la actividad y plasticidad sinápticas. El alto consumo metabólico de las neuronas neocorticales humanas es necesario para mantener el gran número de prolongaciones neuronales y conexiones sinápticas que caracterizan a dichas neuronas en nuestra especie (Sherwood *et al*., 2006). Pero un elevado metabolismo genera también más radicales libres, los cuales pueden dañar a la célula acelerando su envejecimiento, por lo que en el ser humano, más que en ninguna otra especie, ha sido necesaria la selección de genes con función neuroprotectora.

La región del genoma humano que ha experimentado una mayor aceleración evolutiva desde que se produjo la separación de los linajes que llevaron a los seres humanos y los chimpancés, forma parte de un gen denominado *HAR1F* (Pollard *et al*., 2006). El gen *HAR1F* ha

experimentado 18 sustituciones en los 5 a 7 millones de años transcurridos desde que se separaron el linaje humano y el del chimpancé. En los 300 millones de años anteriores solo habían cambiado dos bases, lo cual es la diferencia observada entre el chimpancé y las aves. Hubo, probablemente, una fuerte presión selectiva que promovió la evolución de dicho gen y que solo se dio en los antepasados del ser humano. Existen indicios de que el gen *HAR1F* influye en la expresión cerebral de una proteína de la matriz extracelular, denominada reelina. La reelina interviene en el desarrollo cerebral durante la etapa fetal, en la que regula la migración y el posicionamiento de las neuronas. Su expresión persiste, sin embargo, en el cerebro adulto, donde modula la actividad de los receptores NMDA, relacionados con el aprendizaje, e interviene en la neuroplasticidad y formación de nuevas sinapsis, interaccionando con la proteína ApoE, con la que comparte el mismo receptor neuronal (Herz *et al*., 2006).

La reelina parece haber desempeñado un papel muy importante en la evolución cerebral. En los mamíferos se produjo un incremento de la síntesis de dicha proteína, lo que contribuyó a la expansión del neocórtex, al permitir la emigración neuronal a capas más superficiales durante el desarrollo cerebral. En los primates, la reelina se expresa en un mayor número de células cerebrales que en el resto de los mamíferos. La mayor parte de los mamíferos adultos expresan la proteína solo en cierto tipo de interneuronas productoras del neurotransmisor llamado Gaba, mientras que los primates la expresan también en las neuronas piramidales del hipocampo y neocórtex (Martínez-Cedeño *et al*., 2002). La expresión de reelina parece haberse incrementado en relación directa con el aumento de complejidad cerebral y el incremento de las capacidades de memoria y aprendizaje, las cuales implican un aumento de la neuroplasticidad. La rápida evolución del gen *HAR1F* sugiere que pueden haberse producido importantes cambios en la expresión de reelina durante la evolución cerebral del género *Homo*. Dichos cambios pueden haber tenido relación con el aumento del tamaño cerebral y de la neuroplasticidad en los adultos de nuestra especie. En cerebros humanos adultos se ha observado expresión de la proteína en neuronas piramidales y no piramidales, sinapsis, espinas

dendríticas y, a diferencia del resto de especies estudiadas, también en células gliales, las cuales, entre otras funciones, participan en la neuroplasticidad (Roberts *et al*., 2005).

Recientemente se ha detectado en el neocórtex humano, pero no en otras estructuras cerebrales, como el cerebelo, el incremento de expresión de dos variantes de genes que codifican una proteína de la matriz extracelular, la trombospondina. Una de las variantes (*trombospondina 2*) presenta una expresión dos veces superior a la de los primates no humanos, incluyendo el chimpancé, y la expresión de la otra variante (*trombospondina 4*) es seis veces superior a la de los primates no humanos. Dichas proteínas intervienen también en la neuroplasticidad, lo que constituye un dato más a favor de que en el ser humano se ha producido un aumento de la plasticidad sináptica, es decir, de la capacidad de crecimiento de las prolongaciones neuronales o neuritas y de formar nuevas conexiones neuronales en el adulto (Cáceres *et al*., 2007).

Los últimos trabajos sobre los cambios genéticos relacionados con la evolución cerebral en *Homo sapiens* se han centrado no en genes aislados sino en redes de genes que se expresan conjuntamente, interaccionando entre sí, lo que permite un mejor conocimiento de los procesos biológicos asociados a dichos genes. Se han identificado numerosas redes, o módulos de coexpresión genética, en cerebros humanos y de chimpancé y se ha podido determinar la conectividad entre dichos genes (Oldham *et al*., 2006). Los módulos que presentan mayores diferencias entre humanos y chimpancés se encuentran en el neocórtex de asociación. Las diferencias entre los módulos de las áreas primarias de ambas especies, como el área visual, son mucho menores. Los módulos, en cambio, son muy similares entre ambas especies en los núcleos subcorticales, como el caudado, y todavía lo son más en el cerebelo. Es decir, la mayor parte de los cambios en los módulos de coexpresión genética se dan en las estructuras que han sufrido mayores modificaciones durante la evolución humana, como el neocórtex de asociación. Entre las redes de genes que presentan mayores diferencias entre humanos y chimpancés, se encuentran los relacionados con la formación y función sinápticas, la regulación del citoesqueleto y la cadena de transporte de electrones mitocondrial.

Desconocemos todavía la mayor parte de los cambios genéticos relacionados con la evolución cerebral en el género *Homo*. Los datos de que disponemos hasta el momento sugieren que gran parte de dichos cambios constituyen adaptaciones para mantener altos niveles de actividad neuronal durante una larga vida (Cáceres *et al*., 2003). Una gran parte de dicha actividad neuronal consiste en una mayor actividad y plasticidad sinápticas, lo que conlleva un incremento de las capacidades de aprendizaje, memoria y procesamiento de la información. Ello parece haberse conseguido mediante relativamente pocas modificaciones, no en genes que codifican proteínas sino en genes reguladores, los cuales regulan la actividad de distintos genes estructurales o codificadores de proteínas. Dichas modificaciones han llevado a la persistencia de caracteres juveniles en células pertenecientes a áreas cerebrales asociadas a funciones cognitivas complejas.

Todos los mamíferos presentan una elevada actividad y plasticidad sinápticas durante el desarrollo, que disminuyen significativamente al llegar a la edad adulta. Existen evidencias, basadas en el estudio de la expresión genética cerebral y en la glicólisis aerobia, que indica el grado de actividad y plasticidad sinápticas, de que en el ser humano dicha reducción es mucho menor que en otras especies, especialmente en áreas de asociación como el córtex prefrontal dorsolateral y el llamado «brain's default mode network», del que se hablará más adelante. Las neuronas de dichas áreas retendrían, por tanto, características infantiles en la edad adulta. Se habría producido en nuestra especie una *neotenia neuronal*, otra característica neoténica, como la prolongación del crecimiento cerebral o el mantenimiento durante un largo periodo de la tasa de crecimiento cerebral fetal. Mientras que estas últimas características contribuyen, junto a otros factores, al aumento de tamaño cerebral, la neotenia neuronal habría propiciado mejoras en las capacidades de aprendizaje, memoria y flexibilidad conductual (Bufill *et al*., 2011). También se han producido otros cambios genéticos relacionados con el control motor del lenguaje y con el aumento del tamaño cerebral. En los siguientes capítulos analizaremos en detalle algunas de las facetas más sobresalientes de nuestra actividad cerebral, tales como el lenguaje, el aprendizaje, la tecnología y el pensamiento simbólico.

4

Lenguaje y comunicación

Es absolutamente incuestionable que una de las características principales de la cognición humana es el uso del lenguaje. El lenguaje nos permite enseñar a otros lo que sabemos, formular propuestas, ideas y convencer a los demás de los beneficios de una innovación, formular lo que percibimos de nuestro yo interno y del mundo que nos rodea, expresar nuestras emociones, miedos y alegrías de una manera que trasciende la propia intensidad y momento en que se dan; en definitiva, el lenguaje nos permite comunicarnos, pensar y saber más allá de la experiencia inmediata.

A menudo solemos utilizar los términos «lenguaje» y «comunicación» indistintamente. Desde un punto de vista estricto, el lenguaje se define como el «conjunto de sonidos articulados con que el hombre manifiesta lo que piensa o siente» (Real Academia de la Lengua Española). Por otra parte, la misma fuente define comunicación como «acción y efecto de comunicar o comunicarse». «Transmisión de señales mediante un código común al emisor y al receptor.»

A primera vista, ambas definiciones son claras y concisas. Y, de hecho, lo son. El único problema surge cuando nos planteamos que el lenguaje es parte de la comunicación. Es cierto que no hay lenguaje hablado si no hay sonidos articulados (o sus transcripciones visuales, para el caso de sordomudos), pero no es menos cierto que esos sonidos articulados tienen que producirse y ordenarse según un código común al emisor y al receptor, porque sin este código no hay posibilidad de comprensión ni, por tanto, de comunicación. Y la comunicación es la meta del lenguaje.

Lenguaje y comunicación en animales no humanos

El estudio sobre el lenguaje o comunicación en animales no humanos ha sido desarrollado por los investigadores durante varias décadas. No obstante, debemos diferenciar entre los trabajos sobre el comportamiento comunicativo espontáneo de los animales en libertad y los que se basan en entrenamientos especializados con animales en cautividad. La literatura científica de ambos es extremadamente extensa, aunque puede consultarse una buena síntesis en el trabajo de Sverker Johansson (Johansson, 2001). En nuestro caso tan solo nos centraremos en unos pocos aspectos cuya investigación ha ofrecido interesantes resultados concernientes al debate que nos ocupa.

En 1980, Seyfarth y colaboradores publicaron un interesantísimo estudio en el que se estudiaban los gritos de alarma que emitían un grupo de monos pertenecientes a la especie *Cercopithecus aethiops*. Lo interesante del estudio era que, al parecer, estos monos emiten un grito diferente, dependiendo del peligro que se avecine. Así, el mono que divisaba a un leopardo, un águila o una serpiente cerca del grupo avisaba a sus congéneres mediante sonidos simples o compuestos emitidos a frecuencias diferentes, dependiendo del depredador divisado. De esta manera, cuando los vecinos percibían el sonido correspondiente al leopardo, corrían a trepar a los árboles cercanos; si el sonido representaba al águila, miraban hacia el cielo y buscaban cobijo, mientras que cuando el sonido correspondía al peligro de la serpiente, se alzaban sobre dos patas y observaban detenidamente la hierba circundante. Por tanto, para los autores es indudable la carga semántica que contienen estos sonidos diferenciales (Seyfarth *et al*., 1980), carga que constituye una parte esencial del lenguaje.

Tomemos también el caso, mucho más complejo y cercano, de la comunicación en chimpancés, con quienes compartimos el 98 por 100 del código genético. En realidad, estos grandes primates se comunican entre ellos a través de dos vías, como en el caso de los humanos: la de las vocalizaciones y la de los gestos. Curiosamente, los chimpancés en libertad tienden a desarrollar más una comunicación vocal (Arcadi, 1996), mientras que los que se encuentran en cautividad tienden a desarrollar más una comunicación gestual. En cuanto al repertorio de la primera —la vocal— no cabe duda de que es relativamente limitado, aun cuando el chimpancé es

capaz de emitir 15 vocalizaciones diferentes. Esta limitación se debe, al menos en parte, a la morfología del aparato fonador —como trataremos más adelante—, por la cual encuentran especial dificultad en la pronunciación de las consonantes.

En lo referente a la segunda, la comunicación gestual, los trabajos realizados por Josep Call y Michael Tomasello (Call y Tomasello, 1998; Tomasello y Call 1997; Tomasello 1999; Tomasello *et al*., 1999), entre otros, nos demuestran que estos grandes primates son capaces de organizar un discurso gestual complejo, aun cuando en general se trate siempre de un tipo de comunicación imperativa, del tipo «quiero una banana», «ven aquí», etc. En general, parece que la comunicación vocal se utiliza mayoritariamente como aviso o como medio para mostrar el estado anímico, mientras que la gestual se utiliza para pedir cosas concretas, lo cual no impide que ambas puedan darse simultáneamente como apoyo conjunto. Sin embargo, llama la atención el hecho de que, según Call, la comunicación imperativa que se da entre dos chimpancés siempre se refiere a objetos que estén presentes; mientras que cuando el «interlocutor» es un humano, son capaces de señalar objetos presentes, pero para acceder con ellos a otros no presentes, objetivo final de su motivación.

Sin duda, una de las grandes investigadoras sobre este tema es Sue Savage-Rumbaugh, quien ha invertido numerosos años en estudiar el potencial comunicativo de las dos especies de chimpancés vivientes: el chimpancé común (*Pan troglodytes*) y el bonobo (*Pan paniscus*), llegando a resultados sorprendentes con algunos ejemplares eminentes de esta última especie. El caso más llamativo es el de Kanzi.

Kanzi es un bonobo de treinta y un años (la esperanza de vida de los chimpancés en libertad es de unos cuarenta años), mimado por sus cuidadores en el centro Yerkes de la Georgia State University. Los bonobos son una especie particularmente inteligente, y con unas características etológicas sorprendentemente cercanas a nuestro comportamiento, como Frans de Waal ha demostrado ampliamente (De Waal y Lasting, 1997; De Waal, 2005a; De Waal, 2005b). Matata, la madre de Kanzi, era una hembra adulta que tenía una gran dificultad para discriminar entre símbolos y para ordenarlos, de acuerdo al entrenamiento impartido por los investigadores,

pero su comportamiento social demostraba que era bastante inteligente. ¿Qué pasaba?: Matata había nacido y crecido en libertad, lo que la preparó excelentemente para las relaciones sociales, pero no para los test de laboratorio. Sin embargo, todos sus hijos, nacidos en cautividad y entre los que se encontraba Kanzi, adquirieron amplios vocabularios: aprendieron a relacionar la palabra inglesa con su referente en el mundo real, y solo después de haber establecido esta asociación, relacionaron la palabra con un símbolo geométrico.

Ello indujo a Savage-Rumbaugh a formular la hipótesis de que la presencia del lenguaje en los humanos —en oposición a su natural ausencia entre primates— es un fenómeno social, que no puede ser atribuida exclusivamente a ningún mecanismo o circuito neurológico innato y especializado. Concluye que el lenguaje es un producto del aprendizaje, del ambiente social del que está rodeado un individuo, de lo que este aprende y de cómo lo hace (Savage-Rumbaugh y Rumbaugh 1983; Savage-Rumbaugh *et al*., 1998). En esta misma línea se muestra Terrence Deacon, para quien el único rubicón existente es el simbólico (Deacon, 1995; Deacon, 1997; Deacon, 2000). Conforme Kanzi crecía, sus habilidades lingüísticas aumentaban —a la par que las tecnológicas, por ejemplo—, aunque a un ritmo mucho más lento que el de un niño normal. De hecho, cuando Kanzi tenía cinco años se hizo un experimento con la hija de una de las cuidadoras, que había nacido y crecido en un ambiente de aprendizaje similar al de Kanzi. La niña, Alia, tenía dos años. El experimento consistía en requerir de ellos una serie de manipulaciones de objetos, frase a frase. Por ejemplo: «Pon el balón junto al muñeco». «Pon el muñeco al revés.» «Coge el balón y ponlo encima de la caja», etc. Sorprendentemente, Kanzi realizó satisfactoriamente el 74 por 100 de las cuestiones, mientras que la niña Alia se quedó en el 65 por 100.

Savage-Rumbaugh también ha conseguido enseñar un lenguaje de símbolos a varios ejemplares, especialmente de bonobos, de manera que todos ellos aprendieron a diferenciar y usar los símbolos, aun cuando remarca que solo lo hacían cuando se les pedía y nunca con el propósito de hacer afirmaciones o de proponer intenciones. En concreto, la autora

enfatiza la habilidad de Kanzi para entender el inglés, pero también resaltaba sus limitaciones a la hora de producir un discurso más complejo que la simple formulación imperativa.

Obviamente, los animales se comunican, pero no a través de un lenguaje propiamente dicho, sino a través de una serie pequeña de señales, usualmente vocalizaciones, restringidas a unos contextos muy limitados. Por el contrario, una de las propiedades que distingue al lenguaje de cualquier otra forma de comunicación es que es generativo. Es decir, no contiene un límite ni en el número de ideas o proposiciones a expresar, ni en la creación de nuevas combinaciones o palabras. Precisamente por tal potencial ha sido necesaria la gramática, para conjugar las diferentes articulaciones vocálicas de acuerdo a un conjunto de reglas que nos permitan estructurar el discurso y, por supuesto, entenderlo. Es muy posible que esta gramática básica —la noción de ciertas reglas básicas, así como del ritmo de combinación de palabras— no esté totalmente sujeta al aprendizaje, sino que esté preprogramada, que sea innata al individuo, como ha sido ampliamente defendido por Noam Chomsky y Steven Pinker.

En el ámbito del habla, muchos estudios parecen avalar esta hipótesis, como los realizados con bebés recién nacidos de diferentes ámbitos lingüísticos. Estos experimentos se han centrado en la capacidad de discriminación de los sonidos de las consonantes pre-sonoras, sonoras y sordas, que dependen de la frecuencia de aparición del sonido más grave de un fonema y del tiempo de emisión de la voz. Según estos estudios, los bebés de todo el mundo son capaces de reconocer de modo innato las tres categorías de sonidos. No obstante, el entorno fonético en el que se van desarrollando interactúa con su percepción innata, de manera que poco a poco van perdiendo la sensibilidad para distinguir los sonidos no utilizados en el idioma que les rodea. Así, los adultos de ciertas lenguas no pueden reconocer contrastes que identifican fácilmente los de otras. No obstante, con un adecuado entrenamiento se pueden volver a activar estas percepciones innatas.

Aparato fonador y áreas cerebrales del lenguaje

El lenguaje y la comunicación vocal dependen de varias estructuras anatómicas. Una de ellas es el tracto vocal, encargado de la articulación de los sonidos. Las otras son estructuras del cerebro, particularmente del entorno frontal y temporal del hemisferio izquierdo: el área de Broca y el área de Wernicke, a las que ya nos hemos referido con anterioridad (fig. 4.1).

El tracto vocal está formado por las cavidades oral y nasal, la laringe, la faringe, el hioides y la tráquea, entre otros elementos anatómicos. La emisión de sonidos —en cuanto a variedad, cantidad y posibilidades de articulación— viene determinada por la morfología y posición relativas de estos elementos.

Aun cuando el chimpancé, que es el antropomorfo vivo más cercano a nuestra especie, es capaz de emitir alrededor de 15 vocalizaciones diferentes, no cabe duda de que el ser humano le aventaja con mucho en este aspecto. Ello se debe a una serie de cambios evolutivos en el tracto vocal, que conllevaron el acortamiento de la cavidad oral y el descenso de la laringe, lo que posibilitó que la faringe se estirara. Consecuentemente, se crearon cavidades resonantes de dimensiones variadas en diferentes lugares y se favoreció que la lengua se moviera con mucha más facilidad por toda la cavidad oral. Todo ello revierte en una mayor riqueza en la emisión de sonidos, en su combinación y en su control.

No obstante, estos cambios conllevaron serias desventajas en otros sentidos. Particularmente, la expansión de la laringe conlleva una gran facilidad para atragantarse. Si el obstáculo es un líquido, tendemos a expelerlo por la nariz. Pero si se trata de un sólido, puede llevarnos a la muerte. El problema es que el descenso de la laringe impide que la epiglotis haga contacto con el paladar blando, contacto que permite que existan dos conductos diferenciados para respirar y para alimentarse. Así, en el caso humano existe una zona «muerta» donde se entrecruzan ambos conductos. Si una masa de alimento tapona el área, taponará igualmente el conducto respiratorio, llevando al individuo a la muerte si no logra expelerlo en poco tiempo. Este problema es todavía más acusado para el hombre que para la mujer, ya que este tiene un tamaño de laringe algo mayor, la cual desciende más hacia la garganta durante la pubertad, permitiendo que el área de cruce

de ambos conductos sea todavía de mayores dimensiones. Curiosamente, ningún otro primate muestra este dimorfismo sexual relacionado con el tracto vocal, aunque sí lo haga para muchas otras características anatómicas.

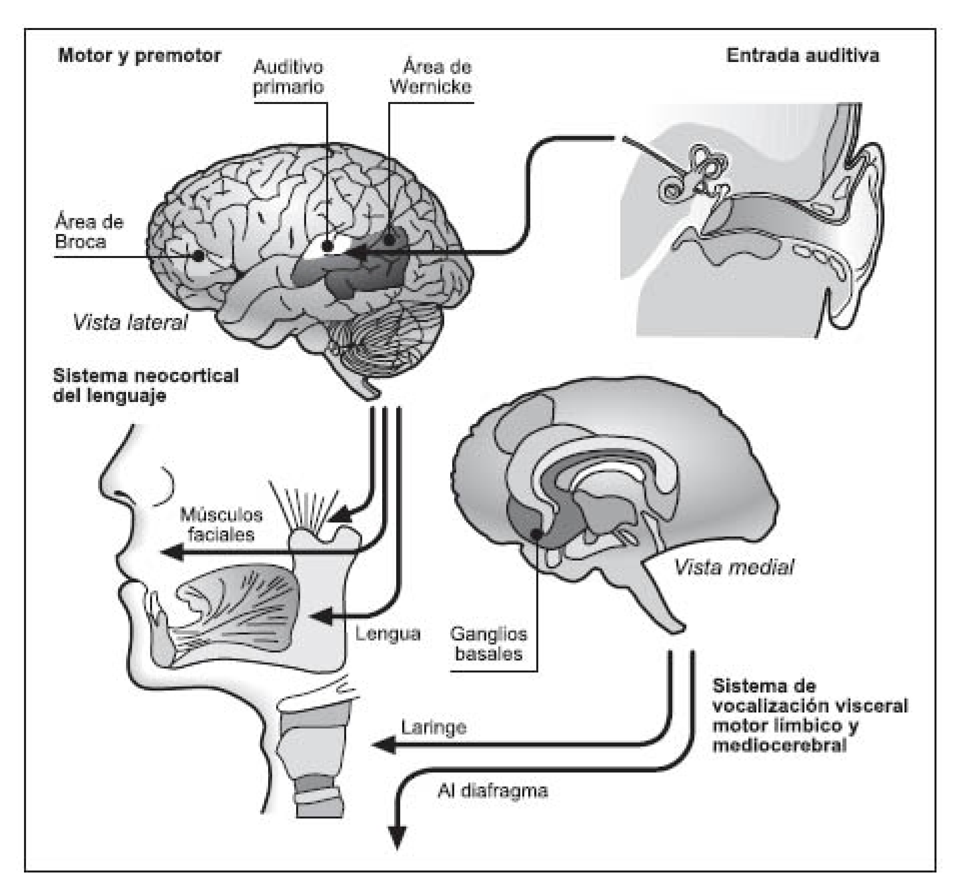


FIGURA 4.1. Estructuras anatómicas implicadas en el lenguaje.

Aparte del tracto vocal, los otros componentes anatómicos implicados en el lenguaje son las áreas cerebrales de Broca y Wernicke. La primera está relacionada, entre otras cosas, con la producción del habla y se encuentra en la zona inferior del lóbulo frontal izquierdo, muy cerca de la fisura silviana, que separa el lóbulo frontal del temporal y parietal. La segunda se relaciona con la comprensión del lenguaje y está localizada en el lóbulo temporal izquierdo, en contacto con el parietal. La importancia de ambas áreas es tan capital que una afección severa en cualquiera de las dos dificulta o incapacita al paciente, bien para emitir sonidos articulados, bien para comprender los mismos. Los pacientes con afecciones en el área Broca

presentan la llamada afasia de Broca, por la cual entienden perfectamente lo que se les está diciendo o preguntando, pero les resulta extremadamente difícil, si no imposible, responder articulando bien los sonidos para combinarlos en los fonemas que conforman nuestros códigos lingüísticos. Aquellos con afasia de Wernicke muestran una notable facilidad para hablar, pero lo que dicen no tiene ningún sentido: combinan los sonidos para formar palabras que, de hecho, existen en nuestro código lingüístico, pero su selección es aleatoria; el sentido final, inexistente.

Y no es extraño que ocurra esto último, porque el lenguaje es, como ya hemos mencionado, un conjunto de sonidos articulados que se combinan de acuerdo a un código, pero un código arbitrario. La arbitrariedad del lenguaje se manifiesta en la usual falta de relación entre el significado y el significante; es decir, entre el objeto o elemento a mencionar y la palabra elegida para mencionarlo. Por ejemplo, no hay ninguna relación intrínseca entre la palabra «paloma» y el ave que imaginamos, ni entre la palabra «ave» y el tipo de animal que concebimos. Ambas palabras podrían haber sido distintas, y de hecho lo son en otros idiomas. En este contexto, una lesión en el área cerebral que permite la comprensión (Wernicke) supone que se destruya la única herramienta que permite «traducir», «darle un sentido» a esas combinaciones de sonidos arbitrarias: como cualquier código, si perdemos el diccionario para traducirlo, perdemos el sentido de lo emitido o recibido.

Curiosamente, la afasia de Wernicke no parece conllevar la pérdida del control sobre la sintaxis, sino solo sobre la semántica. Prueba de ello es que estos pacientes estructuran sus discursos de acuerdo a las reglas sintácticas y gramaticales de su propia lengua, lo cual les permite articular frases con verbos y nombres bien conjugados, independientemente de que no tenga ningún sentido lo que estén diciendo. Un ejemplo típico de afasia de Wernicke sería el siguiente: «Tienes una camisa para quitar el cetro que no voy a meter en la diadema para siempre». Esto parece indicar que a nivel cerebral la sintaxis es independiente de la comprensión de palabras, pero no lo es quizá de la emisión de sonidos y, junto a ella, de otras tareas inherentemente secuenciales, como es el comportamiento manual.

Lateralización cerebral, lenguaje, comunicación y lateralidad manual

Hemos comentado que las áreas cerebrales de Wernicke y Broca están localizadas en el hemisferio izquierdo del cerebro. Esto es así en la mayor parte de los humanos, sean diestros o zurdos. Sus homólogas en el hemisferio derecho parecen relacionarse con funciones de movimientos delicados de la mano, procesamiento de ruidos del entorno y destreza rítmica y melódica.

Ello ocurre porque, como ya hemos comentado, el cerebro humano está lateralizado; es decir, presenta una asimetría funcional hemisférica: cada hemisferio procesa la información de forma diferente. Así, el hemisferio izquierdo es secuencial, analítico, verbal e interpretativo, y controla además la percepción y motricidad de la mitad derecha del cuerpo, mientras que el hemisferio derecho controla la mitad izquierda del cuerpo y trabaja integrando información de muy variados ámbitos —sin análisis, sino holísticamente—, lo que en parte puede asimilarse a la creatividad. El derecho es un hemisferio diestro en la comprensión del conjunto, en relaciones espaciales y en habilidades musicales; es un hemisferio temperamental, intuitivo, pero mudo, porque las áreas del lenguaje están normalmente en el hemisferio izquierdo; quizá por ello —por la enorme importancia que el lenguaje tiene en nuestra especie— y porque la mayor parte de los humanos somos diestros, el hemisferio izquierdo es usualmente el dominante.

La asimetría funcional cerebral no es exclusiva del ser humano, aunque el grado que presenta en nuestro género no tiene parangón con ninguna otra especie. De hecho, muchos vertebrados presentan lateralización hemisférica, como ciertas especies de cuervos (Izawa *et al*., 2005), elefantes (Martin y Niemitz, 2003), ratas (Tang y Verstynen, 2002) y ballenas (Clapham *et al*., 1995). Esta lateralización funcional cerebral ha sido sintetizada e interpretada por Rogers (Rogers, 2002) como una especialización del hemisferio izquierdo para el procesamiento de objetos específicos y tareas secuenciales, y del derecho para tareas de

procesamiento visual. Por tanto, cierta lateralización hemisférica es al menos tan antigua como la aparición de estos vertebrados en la filogenia evolutiva.

De lo que no cabe duda es que los grandes primates no humanos presentan unas asimetrías hemisféricas notables, especialmente en lo que concierne al chimpancé. De hecho, varios estudios recientes han mostrado que las pautas de asimetría cerebral son similares en humanos y en chimpancés, como muy bien sintetiza Miquel Llorente (Llorente, 2007) en la tabla de la página siguiente.

En los primates, la asimetría funcional hemisférica se da en las áreas corticales más externas del cerebro, pero no en las internas, correspondientes a niveles más profundos de procesamiento, como el sistema límbico. En el caso humano, la asimetría funcional es tan marcada que ha llegado a configurar una asimetría anatómica cerebral, de manera que el hemisferio dominante —usualmente el izquierdo— es algo mayor que el no dominante, generalmente, el derecho. Y aún más, una lateralidad funcional cerebral tan notable en el ser humano es lo que ha conducido a su lateralidad manual; es decir, al uso casi exclusivo de una única mano para las tareas de precisión. Esta dominancia manual se observa en más del 95 por 100 de la población mundial, de la cual alrededor de un 85 por 100 es diestra y el 15 por 100 restante, zurda. Hoy por hoy, no se saben las causas de este fenómeno, adjudicándole algunos investigadores un origen medioambiental (Provins, 1997) y otros, un origen genético (McManus, 1999).

No obstante, hemos visto en los estudios sintetizados en la tabla siguiente que los chimpancés también presentan torsión hemisférica, lo cual resulta lógico para aquellos individuos que tienden a ser zurdos o los que tienden a ser diestros. Sin embargo, la torsión hemisférica resulta altamente sorprendente para todos los demás, la mayoría de los chimpancés, los cuales parecen ser ambidextros a nivel poblacional, tanto en estado salvaje (Marchant y McGrew, 1996; McGrew y Marchant, 2001; McGrew *et al*., 2003), como en semilibertad (Fletcher y Weghorst, 2005; Mosquera *et al*., 2007). Aun así, varios estudios con chimpancés en cautividad apuntan hacia

una cierto predominio de la mano derecha (Hopkins, 1996; Hopkins, 1999; Hopkins *et al*., 2004; Hopkins y Cantalupo, 2005), lo cual parece no tener relación con una posible influencia humana.

Asimetría	**Lateralización cerebral**	**Estudios en chimpancés (*Pan troglodytes*)**	**Estudios en humanos (*Homo sapiens*)**	**Comparación chimpancés-humanos (*Pan t.-Homo s.*)**
Asimetrías neuroanatómicas para el área de Broca	Izquierda	(Cantalupo y Hopkins, 2001)	(Broca 1865; Falzi *et al.*, 1982)	Similitud
Asimetrías neuroanatómicas para el área de Wernicke	Izquierda	(Gannon *et al.*, 1998)	(Wernicke, 1886)	Similitud
Identificación de la región motora del córtex humano responsable de las habilidades motoras de la mano («knob»)	Izquierda	(Hopkins y Pilcher, 2001)	(Boroojerdi *et al.*, 1999)	Similitud
Pauta de torsión frontal	Derecha	(Pilcher *et al.*, 2001)	(LeMay, 1976)	Similitud
Pauta de torsión occipital	Izquierda	(Pilcher *et al.*, 2001)	(LeMay, 1976)	Similitud
Presencia y asimetría del planum temporale	Izquierda	(Pilcher *et al.*, 2001)	(Yeni-Komshian y Benson, 1976)	Similitud
Minicolumnas celulares en neuronas del planum temporale	Izquierda	(Buxhoeveden *et al.*, 2001)	(Buxhoeveden *et al.*, 2001)	Diferencia

Recientemente, uno de los autores (MM) con su equipo ha publicado una serie de resultados muy interesantes, obtenidos con varios grupos de chimpancés de la Fundación Mona, un refugio de chimpancés decomisados por el Estado español, ubicado en Gerona (www.fundacionmona.org). Los estudios consistían en dos experimentos: en el primero, se les ofrecía a los chimpancés piezas de fruta o frutos secos suficientemente pequeños como para que tuvieran que activar lo que llamamos prensión de precisión, la que se realiza entre el pulgar y el índice. En el segundo, se les ofrecía a los individuos un trozo de manguera relleno con miel, muesli, trozos de manzanas y otros alimentos, suficientemente profundo en los tubos como para que los chimpancés no pudieran acceder fácilmente al alimento con la lengua. Sorprendentemente, el mismo grupo de chimpancés que cuando realizaban tareas espontáneas eran casi siempre ambidextros (Mosquera *et al*., 2007) empezaron a presentar mayor lateralidad con la mano derecha en el experimento de la prensión de precisión. Pero más interesante aún, cuando tuvieron que enfrentarse a una tarea verdaderamente compleja, como la de la manguera, casi todos los individuos se mostraron lateralizados, y mayoritariamente con la mano derecha (sujetaban la manguera con la izquierda y metían los dedos de la derecha en ella), e incluso algunos recurrieron a cortar una ramita para insertarla en el tubo, sacarla y lamer la tan preciada golosina (fig. 4.2). Es decir, ante una tarea compleja, no solo se lateralizaban, sino que recurrían al comportamiento tecnológico: al uso de un medio extrasomático para satisfacer sus necesidades (Llorente *et al*., 2010; Mosquera *et al*., en prensa). Es quizá en estos resultados donde se explica el hecho de que los chimpancés posean una fuerte torsión hemisférica cerebral.

Por otro lado, y de modo significativo, el área cerebral encargada de los movimientos precisos de las manos —incluyendo los de lanzamiento de objetos— es una de las que se activan durante la consecución de tareas secuenciales y también durante el habla (Broca). Son las llamadas áreas perisilvianas. Ello constituye un dato de importancia capital a la hora de interpretar las habilidades cognitivas de homínidos fósiles y primates no humanos, porque se trata de varias capacidades cognitivas expresadas en una misma zona, sin posibilidad de individualizarlas anatómicamente.



FIGURA 4.2. Chimpancé de la Fundación Mona (Gerona) durante una actividad de enriquecimiento. Nótese el uso de ambas manos (cortesía de M. Llorente).

De acuerdo con los trabajos mencionados en la tabla anterior, tenemos constancia de que las áreas correspondientes a las humanas Broca y Wernicke están bastante desarrolladas en los cerebros de los chimpancés. Sin embargo, el chimpancé no habla. Es interesante constatar que las lesiones en la homóloga al área de Broca de los cerebros de algunos simios no afectan a sus vocalizaciones ni a sus gestos, lo que implica que el uso humano del área de Broca para el procesamiento lingüístico es un desarrollo tardío, no compartido por otros primates, y que el desarrollo del habla humana no deriva directamente de la vocalización en este orden animal (Johansson, 2001).

Por otra parte, como también son áreas muy relacionadas con la secuenciación, con la prensión precisa y con el lanzamiento de objetos cabría esperar que su función fuera eminentemente tecnológica. Pero la capacidad tecnológica del chimpancé está mucho menos desarrollada que sus áreas homólogas de Broca y Wernicke. Por tanto, cabe preguntarse qué función están haciendo en él esas áreas, a lo cual, hoy por hoy, no tenemos una respuesta clara.

Algunos trabajos sobre simios no antropomorfos parecen apuntar a que estas áreas perisilvianas tienen la función de procesar los movimientos de los demás, como si los estuviera haciendo uno mismo, comprender las intenciones y hasta los estados anímicos de los otros: la empatía. Es un «póngase en mi lugar» que se realiza, al parecer, a través de las

denominadas neuronas espejo, descubiertas por primera vez por Giacomo Rizzolatti y colaboradores en la década de los años noventa del pasado siglo (Gallese *et al*., 1996) y a las que nos referiremos en el próximo capítulo.

Así pues, vemos que un aparato fonador atípico, así como unas áreas cerebrales especializadas en el habla y en la comprensión del lenguaje son los elementos anatómicos que nos han permitido físicamente a los humanos desarrollar una herramienta de representación y de comunicación tan potente como es el lenguaje. Pero ¿desde cuándo los homínidos cuentan con estas ventajas vocales y cerebrales?

Evidencias anatómicas indirectas del uso del lenguaje en la evolución humana

A grandes rasgos, y como en casi todos los temas de evolución humana, existen dos grandes enfoques sobre el origen del lenguaje: el que propone que se trata de una aparición súbita y tardía, acaecida con el *Homo sapiens*, y el que sugiere que se trata de una estrategia adaptativa a lo largo de un proceso temporal que se ha ido desarrollando gradualmente por efectos de la selección natural. Del primer enfoque son partidarios investigadores tales como Tim White, Philip Chase y Harold Dibble, Paul Mellars, Ian Davidson y John Noble. Del segundo, Ralph Holloway, Phillip Tobias, Dean Falk, Thomas Wynn y Sue Savage-Rumbaugh, entre otros.

De entrada, es necesario tener presente que ni el tracto vocal ni el cerebro fosilizan. Por tanto, los investigadores se han visto obligados a rastrear una y otra vez evidencias anatómicas indirectas que pudieran arrojar algo de luz sobre el tema que nos ocupa. Si bien es cierto que ningún órgano blando fosiliza, sí lo hacen los huesos cercanos o en contacto con ellos. En concreto nos referimos al hueso hioides y a los cráneos de homínidos fósiles que alguna vez contuvieron los cerebros hoy no conservados.

El hioides es un hueso situado en la laringe, cuya morfología y posición determina la apertura y descenso relativo de esta, lo que, a su vez, es informativo sobre la posibilidad y variedad en la vocalización. Por tanto, el estudio de los hioides de especies fósiles puede ayudarnos a desentrañar

si pertenecían a individuos con capacidad de vocalizar a nuestro modo. Desgraciadamente, se trata de un hueso muy frágil, por lo que existen muy pocos hioides en el registro paleoantropológico mundial. De ellos, el más antiguo ha sido recientemente publicado y corresponde a una niña *Australopithecus afarensis* de unos tres años de edad y 3,3 millones de años de antigüedad, procedente del yacimiento de Dikika, en Etiopía (Alemseged *et al*., 2006). Los investigadores concluyen que este hioides presenta una morfología típica de los grandes antropomorfos africanos, alejándose del tipo humano. En este sentido, podemos descartar que la especie de *A. afarensis* pudiera articular sonidos en la forma que un lenguaje, aunque básico, requiere.

Los siguientes hioides en antigüedad pertenecieron a dos individuos de *Homo heidelbergensis* de la Sima de los Huesos (Atapuerca, Burgos). Según los investigadores, ambos fósiles presentan una morfología moderna, lo que nos indica una capacidad lingüística totalmente desarrollada en estos homínidos europeos de hace alrededor de 500.000 años (Martínez *et al*., 2008). Estos trabajos han venido a combinarse con una línea de investigación abierta muy recientemente por los investigadores de este yacimiento. Esta línea se basa en el análisis de las capacidades auditivas del *Homo heidelbergensis*, a partir del estudio de la configuración del hueso temporal al nivel del oído externo y medio de cinco homínidos de la Sima de los Huesos. La premisa del estudio se basa en el rango de frecuencia en hertzios en que el lenguaje humano se sitúa, correspondiendo este rango a las frecuencias que pueden emitirse y percibirse. Los huesos temporales del oído medio y externo han de poseer una configuración adecuada para filtrar tales frecuencias y, en consecuencia, percibirlas. Los investigadores concluyen que los cinco temporales estudiados de *Homo heidelbergensis* presentan una configuración totalmente moderna, lo que les sitúa en una escala de emisión y recepción similar a la nuestra (Martínez *et al*., 2004). Estos datos, unidos a las conclusiones sobre los hioides de la misma especie y yacimiento, confirman sin lugar a dudas que el *Homo heidelbergensis* europeo de hace 500.000 años poseía un lenguaje articulado complejo.

Y si esto es así para esta especie, ¿qué no será para sus descendientes, los neandertales europeos? Tradicionalmente, esta especie ha sido intensamente denostada a todos los niveles, situándola en una zona bisagra en el debate en torno al surgimiento de la «modernidad» cognitiva, conductual e incluso subsistencial en el género *Homo*. Así, gran parte de los estudios dedicados a la investigación de la cognición —de los cuales el lenguaje es tema principal— se centraron casi exclusivamente en esta especie, en un intento no declarado de reconstruir hasta dónde *no* podían llegar cognitivamente nuestros antecesores, y desde dónde nosotros, humanos modernos, *sí* pudimos pasar.

Esta aclaración es importante porque explica por qué las primeras investigaciones sobre los cráneos y endocráneos de neandertales parecían más interesadas en negar sus capacidades que en demostrarlas. Así se explica que cuando Lieberman (Lieberman, 1989) propuso que existía una relación anatómica entre la morfología del hueso temporal y el hioides, y concluyó que los neandertales poseían un tracto vocal que no les permitía articular determinados sonidos —como «A», «I» y «U»—, ello fue inmediatamente interpretado como una imposibilidad para el habla en todas las especies anteriores al humano moderno.

Simultáneamente, en 1989 Arensburg y colaboradores sacaron a la luz el único hueso hioides que se había publicado hasta la fecha (Arensburg *et al*., 1989). Correspondía a un neandertal de la cueva de Kebara (Israel) de unos 100.000 años de antigüedad, y su morfología era totalmente moderna, en contra de lo predicho por los cálculos de Lieberman. Resulta significativo que en trabajos más recientes de este último autor (Lieberman, 1995) se matizaran sus anteriores conclusiones, proponiendo que la carencia de sonidos vocales como «A», «I» y «U» debió de condicionar la riqueza y fluidez del habla, pero no necesariamente impedir la práctica de un lenguaje articulado. Aparte del de Kebara, existe otro hioides neandertal procedente de la cueva de Sidrón, en Asturias, cuya morfología moderna viene a confirmar que esta especie estaba dotada de un lenguaje articulado y relativamente complejo (Rodríguez *et al*., 2002).

El gen *FOXP2*

En el año 2002, Enard y colaboradores descubrieron que la fijación de la variante humana de un gen, denominado *FOXP2*, se había producido en los últimos 200.000 años, coincidiendo con la emergencia de *Homo sapiens* anatómicamente moderno (Enard *et al*., 2002). El gen *FOXP2* regula la expresión de centenares de otros genes y apenas ha presentado cambios durante la evolución de los mamíferos. Durante el periodo de tiempo que separa a primates y ratones de su antepasado común (alrededor de 70 millones de años) dicho gen ha sufrido la sustitución de un solo aminoácido. En los 5 a 7 millones de años que nos separan del antepasado común de humanos y chimpancés, el gen *FOXP2* humano ha presentado la sustitución de 2 aminoácidos mientras que el gen del chimpancé no ha sufrido variaciones. Existe, por tanto, un gen *FOXP2* exclusivamente humano. Dado que las mutaciones de la versión humana de *FOXP2* conducen a transtornos del lenguaje, como dificultades para articular correctamente y para construir frases gramaticalmente complejas, que no van acompañadas de retraso intelectual, es muy probable que la versión humana de *FOXP2* hubiera sido seleccionada por inducir mejoras en la habilidad lingüística (Enard *et al*., 2002). Ello no quiere decir que los antepasados de *Homo sapiens* no presentaran ningún tipo de lenguaje previamente a la fijación de la variante humana de *FOXP2*, pero dicho lenguaje sería posiblemente menos complejo que el actual.

El gen *FOXP2* se expresa en el córtex motor y premotor en los mamíferos y, en el ser humano, también en el área de Broca. Además se expresa en regiones cerebrales que no están situadas en el neocórtex, todas ellas relacionadas con la función motora, como el núcleo caudado, algunos núcleos del tálamo y el cerebelo (Lai C. *et al*., 2003). Dichas regiones cerebrales están, en los seres humanos, relacionadas con la realización de movimientos secuenciales complejos, lo que sugiere que, más que la selección de un gen para el lenguaje, la variante humana de *FOXP2* podría haberse seleccionado por su capacidad de mejorar la capacidad de secuenciación, la cual, aparte de intervenir en la habilidad lingüística, lo hace también en la habilidad motora, la construcción y utilización de herramientas y la capacidad de ejecutar movimientos balísticos.

Otras investigaciones en torno a las capacidades cognitivas de nuestros ancestros van siendo desgranadas desde ángulos tan dispares como la primatología comparada, la paleoneurología, la etología y la tecnología. En nuestros días, pocos investigadores dudan de las capacidades cognitivas del neandertal, que incluyen por supuesto el lenguaje, aunque estas no fueran, obviamente, tan desarrolladas como las nuestras. Según un estudio recientemente publicado, diferentes neandertales europeos presentaban la misma variante del gen *FOXP2* que el ser humano actual, lo cual sugiere que la selección y fijación de dicho gen podría haber ocurrido en una fecha anterior, tal vez en el antepasado común de *sapiens* y neandertales (Krause *et al*., 2007). Parece que, por fin, empezamos a dar una tregua a los neandertales.

El estudio de los endocráneos fósiles

Hasta aquí hemos rastreado el origen del lenguaje humano a partir de evidencias indirectas, pero contamos también con las relativas a las áreas cerebrales implicadas en el lenguaje, las cuales se derivan del estudio de los endocráneos fósiles. Estos suelen mostrar, aunque normalmente de forma muy débil debido a la envoltura de las meninges, las improntas de vasos sanguíneos y el desarrollo de las áreas más externas del córtex cerebral, incluyendo las áreas de comprensión del lenguaje (Wernicke) y de emisión de sonidos (Broca).

Desde hace décadas, los paleontólogos han desarrollado estudios neurocientíficos sobre los endocráneos fósiles. El registro es muy fragmentario, pero hay una serie de caracteres que pueden analizarse. El más común de ellos es el volumen encefálico, en términos absolutos o relativos, y el cociente de encefalización que se deriva de ello (véase el capítulo 3). Investigadores como Phillip Tobias, Ralph Holloway y Dean Falk se han dedicado sistemáticamente a medir volúmenes endocraneales y a estudiar todas las improntas que han dejado en los endocráneos las torsiones hemisféricas, determinadas masas cerebrales, las circunvoluciones cerebrales y las fisuras más representativas de los diferentes lóbulos cerebrales en humanos actuales, homínidos fósiles y grandes primates no

humanos (Falk, 1975; Falk y Kasinga, 1983; Falk 1985; Falk *et al*., 2000; Holloway, 1970; Holloway, 1980; Holloway, 1983; Holloway, 1996; Holloway *et al*., 2001; Savage-Rumbaugh y Rumbaugh, 1983; Savage-Rumbaugh *et al*., 1998; Tobias ,1963; Tobias, 1972; Tobias, 1974; Tobias, 1987; Tobias, 1991; Tobias, 2004).

Ya hemos señalado el notable incremento del volumen encefálico del *H. rudolfensis* más antiguo (KNM-ER 1470, 752 cc), respecto a los australopitecinos más antiguos (*A. afarensis*, de 343 a 485 cc), los más modernos (*A. boisei*, de 500 a 522 cc) y respecto a los chimpancés actuales (*Pan paniscus* y *Pan troglodytes*, 366 cc de media) (Holloway, 1996). Obviamente, este incremento lleva consigo el incremento en el número de circunvoluciones cerebrales, el aumento del tamaño de los lóbulos cerebrales y la remodelación de la posición de los mismos (Falk, 1985). En este proceso, la lateralización cerebral se acentuó y las áreas de Broca y Wernicke se desarrollaron, como parece demostrarlo el fósil de *Homo rudolfensis* KNM-ER 1470.

No obstante, la interpretación a escala conductual o cognitiva de este fenómeno es compleja. Por una parte, podría ser exclusivamente reflejo de una recién adquirida lateralización manual, necesaria para el surgimiento de la habilidad tecnológica hace alrededor de 2,5 millones de años (Fox, 1995). Por otra, podría estar relacionado con un incipiente uso del lenguaje. Ello estaría favorecido por la ampliación del córtex cerebral y del lóbulo frontal del cerebro, los cuales están también directamente implicados en el comportamiento social y emocional del individuo (Aiello y Dunbar, 1993; Deacon, 1995; Tobias, 1987).

Aparte de KNM-ER 1470, los fósiles KNM-ER 3733 y KNM-ER 3883 (ambos *H. ergaster*) y SK 1585 (*Australopithecus robustus*) parecen presentar igualmente cierta asimetría cerebral que ha de ser interpretada, bien en función de la manipulación de objetos, bien en la de la comunicación lingüística, o bien en la combinación de ambas (Falk *et al*., 2000; Holloway, 1996). No obstante, el reciente descubrimiento del hioides de Dikika —con unas características morfológicas muy cercanas a las del chimpancé— confirma la imposibilidad de un lenguaje articulado por parte

del *Australopithecus afarensis* al que perteneció, lo cual, a su vez, puede cuestionar seriamente la posibilidad de que cualquier especie de *Australopithecus* hubiera desarrollado un lenguaje.

En 1993, L. Aiello y R. Dunbar (Aiello y Dunbar, 1993) proponían que el tamaño del neocórtex cerebral de los primates varía en proporción directa con el número de individuos de sus grupos. El incremento en ambos necesita a su vez de una mayor inversión de tiempo en tareas sociales que garanticen la cohesión social entre un número cada vez mayor de individuos. Según los autores, el tamaño del neocórtex cerebral de todas las especies y géneros homínidos desde *Australopithecus* era suficientemente grande como para permitir agrupaciones de 60 o más individuos. Los cálculos llegaban a ser mucho más altos en especies más evolucionadas. Los autores realzan que, ante el incremento de las cifras, no hubiera bastado un nexo de cohesión social básico, como es el acicalamiento[1] y despiojamiento mutuos que se da por ejemplo entre chimpancés, sino que tendría que haber empezado a intervenir un agente de cohesión y comunicación mucho más poderoso, como el lenguaje.

Podríamos resumir este apartado con los resultados de Holloway, para quien las asimetrías corticales están presentes en *Australopithecus*, pero llegan a ser claramente de tipo humano, incluyendo el área de Broca, con la aparición de los primitivos *Homo*, hace alrededor de 2 millones de años. De cualquier forma, somos de la misma opinión que este autor, quien remarca que podemos tener multitud de datos acerca del potencial anatómico, social, psicológico y cultural de los homínidos fósiles, pero la única entrada empírica real que tenemos a los procesos cognitivos del pasado sigue siendo la propiamente arqueológica —específicamente, tecnológica—, de la que hablaremos posteriormente.

Teorías del origen y evolución del lenguaje: Hipótesis visual-gestual/Hipótesis vocal-auditora

Es necesario advertir que la mayor parte de las teorías del origen del lenguaje han sido formuladas y desarrolladas por psicólogos, lingüistas y neurocientíficos, muchos de los cuales han dejado de lado los datos y

evidencias de que disponemos en evolución humana y en arqueología. En general, la visión evolutiva del lenguaje suele ser el enfoque más generalizado entre los psicólogos, desde que Leda Cosmides y John Tooby ofrecieron su visión evolutiva de la mente, de quienes Steven Pinker, investigador de la mente computacional y el instinto del lenguaje, es discípulo. Este autor propone que el cerebro no es un órgano, sino un conjunto de órganos relacionados por una dinámica modular de intercambio de información continuo y fluido.

Teniendo en cuenta las capacidades de vocalización de los primates, estamos tentados a concluir que el lenguaje humano debe ser un producto de la evolución de esas vocalizaciones. No obstante, varios argumentos parecen estar en contra. En primer lugar, de acuerdo con los lingüistas, el lenguaje humano no está sujeto a ningún límite en cuanto a su capacidad de generación y de expresión de cualquier tipo de ideas y, además y muy importante, no está ligado a estímulos específicos (Chomsky, 1966), mientras que las vocalizaciones animales son holísticas, contienen un mensaje en sí mismas (MacNeilage, 1998), y están siempre sujetas a un estímulo emocional apropiado (Goodall, 1986). Consecuentemente, algunos investigadores consideran que el lenguaje hablado presenta una estructura suficientemente diferente a las vocalizaciones animales como para que no se trate del mismo fenómeno, más o menos evolucionado. Partiendo de este planteamiento, se abría una serie prácticamente ilimitada de ramificaciones en la investigación y de interpretaciones evolutivas: desde la posibilidad de un lenguaje gestual a partir de la liberación de las manos a consecuencia del bipedismo, hasta la búsqueda de señales relacionadas con la lateralidad manual y la vocalización en el cerebro.

En 1973, Gordon Hewes formuló una interesante hipótesis acerca del origen del lenguaje humano (Hewes *et al*., 1973). Según él, el lenguaje no evolucionó desde la vocalización, sino desde los gestos manuales, pasando más tarde a la modalidad vocal, conforme la asimetría cerebral se desarrollaba. Según Timothy Ingold (Ingold, 1993) esta transferencia a la modalidad vocal se habría producido como una adaptación evolutiva, ya que la comunicación visual-gestual es más dependiente de las circunstancias, mientras que la vocal-auditora no interfiere en otras tareas:

puedes hablar de cualquier cosa mientras realizas una tarea manual, y puedes hacerlo en la oscuridad. De hecho, la hipótesis formulada por Hewes recibió un fuerte apoyo de otras investigaciones, como las realizadas por D. Kimura (Kimura, 1976) y P. Greenfield (Greenfield, 1991) que subrayaban el hecho de que fueran las mismas áreas del cerebro las implicadas tanto en el lenguaje, como en los movimientos manuales precisos; es decir, sugerían que hubiera un sustrato neurobiológico común al lenguaje, fuera vocal o manual.

Michael Corballis ha contribuido de forma especial a desarrollar la hipótesis del origen gestual del lenguaje hablado, retomando la formulación original de Hewes (Corballis, 1989; Corballis, 1997; Corballis, 2003). Según él, se ha llegado a conocer que la vocalización (sea cual sea el grado) de muchas especies se controla desde el hemisferio izquierdo del cerebro, como ocurre con ranas, pájaros, ratas, etc. (Corballis, 2003). Por tanto, el sustrato cerebral de la vocalización ya estaría lateralizado hacia el hemisferio izquierdo hace unos 170 millones de años, como sugiere Bauer (Bauer, 1993), momento en que se calcula el origen de las propias cuerdas vocales.

Por otra parte, en el caso humano jugamos con tres factores: que estamos lateralizados manualmente, que estamos lateralizados cerebralmente y que hablamos. La cuestión estaría en conocer cuál es la relación exacta entre lateralidad manual, asimetría cerebral y vocalización y, por otra parte, cómo ocurrió esto en el curso de la evolución. Respecto a lo primero, autores como Hopkins cuestionan que exista una relación tan estrecha entre lateralidad cerebral y dominancia manual. Este autor nos recuerda que el 70 por 100 de las personas zurdas presentan, no obstante, una dominancia cerebral izquierda para el habla, al igual que los diestros, pese a que el porcentaje en estos de esta dominancia sea mayor (96 por 100). Por tanto, para Hopkins la asociación entre lateralidad manual y dominancia para el lenguaje es relativamente débil, sin que necesariamente deba existir una relación causal entre ellas. Por su parte, la mayor parte de los autores consideran que la lateralidad manual apareció primero, lo cual conllevó una secuencia de procesos que comenzarían por el bipedismo, pasarían por la liberación de las manos, la precisión manual, la tecnología y

comunicación por gestos y, finalmente, llegaría al lenguaje vocal y gestual. Esta hipótesis es consistente con la mayor parte de los investigadores, que consideran el lenguaje una estrategia adaptativa tardía en la evolución. No obstante, otro investigador, en este caso el paleoantropólogo Ralph Holloway, considera que los primates son cualquier cosa menos silenciosos. Dada esta tendencia a hacer ruido, el investigador considera más plausible que el gesto y el lenguaje evolucionaran conjuntamente, con el gesto como un mecanismo primario de amplificar los mensajes verbales.

5

El aprendizaje

La importancia del aprendizaje en el ser humano es incontestable. En realidad, es importante para cualquier ser vivo, ya que es el aprendizaje el que nos permite modificar hábitos o impulsos de acuerdo a las circunstancias cambiantes. Aunque el significado del término aprendizaje englobe innumerables cuestiones, aparentemente pueden dividirse en dos grandes grupos, que responden a los dos significados diferentes que tiene el término: por un lado, a escala psicológica, el aprendizaje sería la adquisición por la práctica de una conducta duradera; por otro, la acción y efecto de aprender algún arte, oficio u otra cosa (de acuerdo con la definición de la RAE).

La diferencia entre ambas definiciones es precisamente el meollo en este tema de la diferencia entre humanos y otros animales: mientras que todos participamos de la primera acepción —cuando, por ejemplo, tanto el cerebro de un cachorro como el de un niño aprende a identificar que el contacto con el fuego es algo dañino y doloroso—, solo puede considerarse que humanos y, en su caso, algunas pocas especies más, desarrollan algo relativo a la segunda, porque esta involucra a la cultura.

Por tanto, es incuestionable que es en la segunda definición propuesta donde descansa la clave de la cultura humana: un cuerpo de conocimientos que se transmiten de individuo a individuo dentro de la comunidad, evitando que cada uno de ellos tenga que averiguar paso a paso lo que muchos otros ya saben. Esta característica es extremadamente importante: de entrada, porque se gana un tiempo ya invertido por los antecesores en el conocimiento; después, porque se gana cierta homogeneidad informativa: puesto que es absolutamente imposible —dadas las particularidades de cada ser vivo— que todos los individuos de la comunidad tengan la capacidad y

la preparación para llegar a los mismos resultados y obtengan los conocimientos requeridos en todos los campos del saber, es altamente adaptativo el que se les pueda transmitir a cada uno de ellos una cierta dosis de tales conocimientos adquiridos por todos los demás.

Todo ello permite que la cultura sea acumulativa, interesantísimo y muy enriquecedor rasgo que no posee ni siquiera la evolución, aunque alguno de sus parámetros sí parecen mantenerlo. Por ejemplo, el desarrollo embrionario de un humano parece pasar por todas las etapas representativas de los estadios de desarrollo desde los primeros vertebrados, lo cual lleva, por ejemplo, a constatar la asombrosa similitud entre crías de chimpancé o gorila y crías humanas, parecido que se diluye a medida que crecen los individuos de ambos géneros. Este fenómeno fue formulado por Haeckel a finales del siglo XIX con la famosa frase: «La ontogenia recapitula la filogenia». Sin embargo, no podemos calificar de acumulativa ni a la adaptación, ni a la selección natural, y mucho menos a la mutación, todos ellos parámetros evolutivos por excelencia.

Los rasgos hiperadaptativos de la cultura son, pues, la ilimitada acumulación de información que soporta, la socialización que favorece y el que haya permitido matizar e incluso cambiar el rumbo de la selección natural. Por ejemplo, una táctica tan simple como el lavarse las manos antes de limpiar una herida ha permitido a la humanidad ahorrarse millones de muertes. A esta táctica se ha llegado a través de la observación y de la investigación, así como de la subsiguiente socialización o divulgación de sencillas estrategias al alcance de casi todos. Es decir, a través de la cultura. Y el aprendizaje es el único mecanismo que garantiza la transmisión cultural, la socialización del conocimiento —concepto absolutamente opuesto a la determinación biológica— y la homogeneización de conocimientos, haciéndolo, además, en un tiempo récord, si lo comparamos con el de la selección natural.

Cómo aprendemos

El aprendizaje implica la existencia de tres elementos: un maestro o demostrador, un aprendiz y una información para transmitir. Esta transmisión puede llevarse a cabo bajo diferentes fórmulas, de las que la exposición, la estimulación, la mímica, la instrucción y la colaboración son unas cuantas. Una muy buena síntesis de los estudios que se han desarrollado desde la psicología es la de Andrew Whiten (Whiten, 2000).

La primera, la exposición, no involucra al demostrador más que para que este muestre la información en formato «cerrado» —sean objetos materiales, sean ideas—, sin ningún otro tipo de intervención por su parte. Así, podemos enseñarle a un colega una colección de sellos o de piedras preciosas, como también podemos mostrarle una «colección» de titulares de periódico, de opiniones de nuestros amigos o de frases de famosos. Es decir, en la exposición *sensu stricto* el demostrador actúa simplemente como un mostrador, con las connotaciones asépticas que esta palabra tiene en castellano.

La estimulación supone que el demostrador favorezca la motivación del aprendiz, sin que interfiera directamente entre este y la información a aprender. Exposición y estimulación corresponden, pues, a una tipología de transmisión cultural en la que el demostrador es prácticamente un objeto pasivo, un mero medio para mostrarnos la información. Por el contrario, mímica, instrucción y colaboración suponen la intervención del demostrador de una manera activa, ya que estará obligado cuando menos a interpretar (mímica), pero también a abstraer, priorizar y organizar (instrucción y colaboración) la información a mostrar al aprendiz o colega (colaboración).

Por su parte, los tipos generales de aprendizaje que podemos llevar a cabo serán el imitativo, el emulador, el instructivo y el colaborador. La imitación supone la reproducción de las acciones de otro, con una alta dosis de reconocimiento sobre sus intenciones, una consciencia sobre la importancia de la realización de tales acciones para conseguir un fin. La emulación se basa en parte en imitar algunas de las acciones que está realizando otro, pero sin esa conciencia y con cierto rango de libertad, de reinterpretación y actuación independiente. La instrucción supone un proceso de aprendizaje organizado de tipo gradual, en el que el instructor

determina la consecución de las acciones a realizar. Por último, la colaboración igualmente conlleva un desarrollo gradual, pero en un proceso que se va descubriendo sobre la práctica por parte de ambos colaboradores.

Un análisis profundo de los tipos de aprendizaje social lo da Michael Tomasello cuando precisa que la diferencia entre todos ellos se da en la dirección del flujo de información. La imitación y la emulación serían unidireccionales, sin una interacción directa entre demostrador y aprendiz. El aprendizaje instructivo ofrecería un flujo de información bidireccional, pero asimétrico, ya que el instructor se erige en la fuente de información primaria. El aprendizaje colaborador, por el contrario, se da en un flujo de información simétrico y bidireccional, ya que el aprendizaje se da a través de una colaboración mutua, antes de la cual ninguno de los agentes implicados tenía suficientes conocimientos como para completar por sí mismo la acción comenzada.

Un buen ejemplo de cómo los humanos solemos aprender actividades se da en el experimento que hizo consigo mismo el investigador John Gatewood, y que publicó en 1985 (Gatewood, 1985). Este experimento concierne igualmente al apartado tecnológico y al lingüístico, como se comprenderá a continuación. El autor estudiaba la adquisición de habilidades técnicas requeridas para la pesca de arrastre. Para ello se enroló en un pesquero, en el que fue admitido como novicio total: no poseía ninguna experiencia en el oficio, ni estaba familiarizado con el vocabulario técnico y la riqueza lingüística que tal tipo de oficios tradicionales suele incluir. Su conclusión más importante fue que las habilidades técnicas se aprenden de una manera relativamente primitiva: el aprendiz no recibe ninguna o casi ninguna instrucción; solo hace lo que le dicen que haga en la forma de «pon esto encima de aquello», sin nombrar los objetos, tan solo señalando «esto» y «aquello». Por tanto, el aprendiz aprende las labores memorizándolas de forma secuencial, pero no tiene ni idea de cómo cada acción se relaciona causalmente con las demás. Más adelante, cuando ya ha aprendido a realizar con soltura algunas labores, el novicio comienza a ensamblar pequeñas tareas en acciones más largas, que serán concebidas como jerarquías de rutinas, como prioridades. Sin embargo, estas tareas no son enseñadas como jerarquías o prioridades de acción: esto es el resultado

de la posterior reflexión del aprendiz. Este estudio resulta muy interesante porque muestra que aprender algo no implica al lenguaje. De hecho, la mayor parte de las tareas que se realizan no se aprenden ni se enseñan hablando, sino haciéndolas.

Si nos detenemos a pensar, veremos que todos estos tipos de aprendizaje presentan un rasgo en común muy importante: su imbricación en un entorno social, porque en todos los casos el demostrador o maestro es pieza clave en el aprendizaje, y en cualquier entorno social, maestros o demostradores pueden serlo todos los individuos de la comunidad.

El soporte cerebral del aprendizaje

De modo intencional, hemos obviado en el apartado anterior el aprendizaje memorístico que es, naturalmente, aquel que se retiene con la exclusiva colaboración del cerebro, sin ningún tipo de actividad externa a este órgano. En realidad, requiere práctica, por lo que sí puede ser considerado aprendizaje. Sin embargo, es un tipo de aprendizaje inherente a cualquier adquisición de información: es un primer paso necesario para llegar a ella, pero no es un paso suficiente. De hecho, aprender implica reflexionar, asimilar, elaborar la información; la memoria, por su parte solo ayuda en este proceso. Según Umberto Eco, en el día a día priorizamos y jerarquizamos de modo inconsciente la importancia de la información que nos envuelve, de manera que multitud de detalles nos pasan desapercibidos automáticamente, mientras que otros son retenidos. En este sentido, si una persona fuera capaz de memorizar absolutamente todos los detalles de esta información cotidiana circundante, sería un auténtico subnormal cognitivo.

El cerebro humano es capaz de almacenar una ingente cantidad de información sensorial básica e interna elaborada. En el capítulo correspondiente al cerebro ya hemos visto cómo resulta extraordinariamente intrincado encontrar el sustrato físico de cualquier función mental, a lo que la memoria no escapa. En última instancia la memoria es, obviamente, una serie de episodios electroquímicos, con base en dos centros del sistema límbico: la amígdala y el hipocampo, ambos en contacto físico directo. La amígdala es el sistema del cerebro donde se

percibe y se genera la alarma, con sus sensaciones de intensidad variable de calma, miedo y furia, y las reacciones consecuentes de relax, escape o lucha, respectivamente. Naturalmente, estas sensaciones conforman un tipo de memoria, la emocional, la cual, aunque originalmente es inconsciente, puede ser procesada conscientemente en el córtex cerebral con cierto retraso respecto a los sucesos que la provocaron.

Por su parte, en el hipocampo es donde se asienta la memoria consciente. En general, no tenemos recuerdos anteriores a los tres años aproximadamente, porque hasta ese momento el hipocampo no ha madurado. Sin embargo, la memoria emocional parece estar activa desde el nacimiento, lo que indicaría que la amígdala se desarrolla más rápidamente que el hipocampo en términos ontogenéticos. La amígdala, además, sirve como intermediaria en la asociación de recuerdos formados por diferentes sentidos.

Las memorias conscientes de las que se encarga el hipocampo son de múltiples tipos, dependiendo del enfoque que estemos abordando. Hay una memoria reciente y otra de larga duración; una «reconocedora» y otra espacial, etc., y también una recientemente propuesta «memoria operativa». Para que una memoria reciente pueda pasar al «archivo» de larga duración pueden pasar hasta tres años, y parece ser que se basa en la recurrencia del recuerdo, que hace que las vías neurales que se activan para recordar algo se vayan estandarizando. Las neuronas implicadas se sensibilizan cada vez más a las señales enviadas por las mismas neuronas que hace poco tiempo influyeron para que se volviera a recordar el evento. Así se forman algo parecido a «autopistas» de memoria relacionadas con determinados recuerdos. Son los llamados *cánones*.

Por otra parte, existe la memoria «reconocedora» y la espacial. De acuerdo a la primera, se seleccionan los caracteres definitorios de un objeto, mientras que con la segunda se reconocen las relaciones espaciales entre los objetos. Al parecer, recordar, por ejemplo, una escultura y recordar el lugar que ocupaba en el espacio y entre el resto de las obras en un museo son dos tipos de memoria diferente, porque en ellas intervienen procesos neuroanatómicos diferentes. Aunque el hipocampo y la amígdala pueden

sustituirse recíprocamente en el aprendizaje del reconocimiento de un objeto (cuando una de las dos está lesionada), solo el hipocampo tiene una especial importancia en el aprendizaje de las relaciones espaciales.

En los últimos años se viene trabajando con un nuevo tipo, la llamada memoria operativa, directamente relacionada con la capacidad tecnológica, planificadora, decisoria e, incluso, lingüística del individuo. Todos estos parámetros son, a su vez, fundamentales en la investigación cognitiva de la tecnología. Por tanto, será en ese apartado cuando tratemos de ella.

Las neuronas espejo

Tanto en el cerebro humano como en el de primates no humanos y algunos otros mamíferos, se han encontrado un tipo de neuronas que responden no solo cuando el individuo realiza determinadas acciones, sino también cuando dicho individuo ve cómo otros realizan los mismos movimientos. A estas neuronas, que son mucho más abundantes en el cerebro humano, se les ha dado el nombre de «neuronas espejo» o especulares. Dichas neuronas parecen intervenir en la imitación de las acciones de otros individuos y, por lo tanto, en el aprendizaje. En especies sociales intervienen en la comprensión de la conducta de los demás. La observación de la expresión emocional en otros individuos permite al observador deducir el tipo de emoción que estos experimentan. Mediante la actividad de las neuronas espejo, dicho estado emocional puede, no solo ser comprendido, sino aparecer también en el observador, llevando a la capacidad de empatía.

El descubrimiento de este tipo de células se debió a los experimentos desarrollados por Giacomo Rizzolatti y su equipo a principios de los años noventa del pasado siglo (Fogassi *et al*., 2005; Gallese *et al*., 1996; Iacobini *et al*., 2005; Kohler *et al*., 2002). Rizzolatti y colaboradores estudiaban las pautas de activación de las neuronas situadas en el área premotora ventral de los lóbulos frontales de ciertos monos, que son las áreas que en todos los mamíferos están dedicadas básicamente a la movilidad corporal. Más específicamente, el área premotora y motora del cerebro posee una imagen invertida del cuerpo, de manera que las zonas donde se localiza el procesamiento del movimiento de manos, labios, etc., están en el área

inferior-ventral del lóbulo frontal, digamos que hacia la sien, mientras que las relacionadas con el movimiento de los pies están en el área superior del lóbulo frontal, hacia la parte de arriba del cráneo. En su experimento, y como era de esperar, los investigadores observaron que las áreas ventrales se activaban cuando el mono era inducido a alcanzar un cacahuete, a batir palmas o a realizar cualquier otro movimiento con las manos. Lo que no cabía esperar es que estas mismas áreas se activaran con la misma intensidad cuando los monos veían a otros individuos, monos o humanos, hacer tales movimientos. Es decir, el cerebro activaba pautas motoras tanto si el animal hacía físicamente una actividad, como si la veía hacer a otro.

Las neuronas espejo se encuentran distribuidas por amplias zonas del cerebro, entre ellas el córtex premotor y parietal. El desarrollo posterior de las investigaciones ha llegado a determinar que este sistema de células es bilateral en los monos, pero en humanos predomina en el hemisferio izquierdo del cerebro, donde está igualmente implicado en las vocalizaciones y en las acciones manuales. Así, el área de Broca es particularmente rica en neuronas espejo, por lo que es probable que estas intervengan también en la habilidad lingüística (Gallese *et al*., 1996). En las personas afectadas de autismo, que presentan ausencia de empatía, existe una disminución de la actividad de este tipo de neuronas.

El aprendizaje en otros primates no humanos

De los muchos investigadores que han trabajado extensivamente sobre el tema del aprendizaje y la transmisión cultural en primates no humanos, podemos destacar a Christopher Boesch, Michael Tomasello, Sue Savage-Rumbaugh, William McGrew, Richard Byrne y Josep Call (Boesch y Tomasello, 1998; Byrne, 2000; Call y Tomasello, 1998; McGrew *et al*., 2003; Savage-Rumbaugh *et al*., 1998; Tomasello, 1999). Para Tomasello, tres son los tipos básicos de aprendizaje social humano: el imitativo, el instructivo y el colaborador. Todos ellos son posibles gracias a la capacidad que tiene el individuo para entender a sus congéneres como similares a él mismo, en parte gracias a la acción de las ya comentadas células o neuronas espejo. Pero, además, requieren de otro factor común: la intencionalidad,

según la cual el individuo puede entender las intenciones del otro, y comprender hacia qué fin se dirige, todo lo cual reside igualmente para muchos investigadores en la acción de las células espejo.

Uno de los experimentos más significativos llevados a cabo por Tomasello y colaboradores (Nagell *et al*., 1993; Tomasello *et al*., 1987) consistió en poner a prueba la capacidad de imitación de varios chimpancés en cautividad y de niños, cuando un experimentador manejaba una especie de rastrillo con el fin de alcanzar un juguete o una fruta a cierta distancia de los sujetos. El experimentador realizaba adrede una serie de pruebas manejando el rastrillo con las púas hacia arriba y hacia abajo, de manera que a veces el objeto escapaba entre las púas del rastrillo, mientras que otras era arrastrado por estas, o bien por el travesero de la herramienta, cuando esta era colocada con las púas boca arriba. Durante la experimentación, se observó que los niños prácticamente no hacían otra cosa más que imitar los gestos del experimentador, tuvieran o no éxito en los mismos, dado que este podía fallar adrede dependiendo del uso que daba al rastrillo. Por el contrario, los chimpancés no imitaban exactamente al experimentador, sino que lo emulaban, de manera que, una vez visto el uso que este le daba al rastrillo, se ponían a probar cada uno de ellos varias formas de uso, con objeto de alcanzar la fruta deseada. Los resultados de tales experimentos apuntaban en dos direcciones fundamentales: en primer lugar, que los chimpancés tenían mayor porcentaje de éxito que los niños cuando el experimentador erraba adrede. Eran mucho más creativos que los niños, ya que al emular, pero no imitar, soslayaban a menudo las acciones erróneas ejercidas intencionalmente por el experimentador. Por el contrario, los niños solían tener mayor porcentaje de éxito que los chimpancés cuando el experimentador ejercía correctamente los movimientos, ya que así soslayaban los errores que pudieran darse por un uso accidentalmente incorrecto de la herramienta.

En un reciente experimento, Felix Warneken y Michael Tomasello (Warneken y Tomasello, 2006) han descubierto que tanto niños como chimpancés son espontáneamente colaboradores para ayudar a otro individuo a lograr un objetivo, como alcanzar un objeto o apilar libros, siempre y cuando vean que la dificultad o imposibilidad de este individuo

no es intencional. La base biológica de tal comportamiento ha sido estudiada con muy buenos resultados por parte de algunos autores (Stone *et al*., 2002), quienes concluyen que el cerebro procesa la información social de manera diferente que el resto de la información que le llega, reservando un mecanismo cognitivo y neural específico para la detección de «tramposos».

Volviendo al experimento de la fruta y los juguetes de Tomasello, el autor concluye que la emulación es la base del aprendizaje en otros primates y reivindica la importancia de la imitación en el aprendizaje humano, dado su alto potencial para la transmisión cultural de información válida que la comunidad ya sabe y pretende que el aprendiz adquiera sin necesidad de que pruebe una y otra vez, hasta alcanzar los mismos resultados que sus predecesores. Así, podríamos decir que hay cierta dosis de creatividad que va en detrimento del aprendizaje, y cierta dosis de imitación en el aprendizaje que va en detrimento de la creatividad.

Para Tomasello, de todos los tipos de aprendizaje expuestos anteriormente, los primates únicamente son capaces de ejercer el emulador; solo cuando están especialmente entrenados, o en circunstancias muy particulares, se da cierta imitación. A esta conclusión se opone el psicólogo Richard Byrne, quien ha analizado los protocolos de experimentación de Tomasello y ha llegado a la conclusión de que metodológicamente no están bien adscritos los casos de emulación e imitación.

Por otra parte, han sido identificados muy pocos casos de aprendizaje instructivo por parte de chimpancés en libertad: en uno de ellos, la madre ralentizó y modificó ligeramente los movimientos que hacía para partir nueces delante de su cría; en el otro, la madre recolocaba la nuez que la cría intentaba partir sobre un yunque (Boesch y Tomasello, 1998).

Finalmente, está el aprendizaje colaborador, en el que no existe instructor, por lo que la labor se va aprendiendo y desarrollando conjunta y simultáneamente por parte de ambos colaboradores. Este tipo de aprendizaje ha sido tradicionalmente negado en otras especies que no fueran la humana. No obstante, recientes estudios vienen a confirmar que sí que existe este tipo de comportamiento, al menos entre los chimpancés. Tenemos el experimento ya mencionado de Warneken y Tomasello, en el

que los niños espontáneamente ayudaban al adulto a colocar cosas, siempre y cuando vieran que era real la imposibilidad del adulto para hacerlo solo. En el mismo experimento, los investigadores se sorprendieron al ver que los chimpancés mostraban igualmente esta conducta colaboradora, especialmente cuando concernía a alcanzar objetos, aunque se mostraban más remisos a la hora de ayudarle a apilar los libros. Supongo que en el esquema mental de un chimpancé tiene mucho más sentido alcanzar algo, motivación cotidiana, que apilar una serie de esos objetos que son los libros, en los que no deben de encontrar ningún atractivo especial.

Alicia Melis y colaboradores (Melis *et al*., 2006) añaden otros ejemplos de colaboración entre chimpancés, en este caso de la isla de Ngamba, en Uganda. En este experimento, se trataba de que el chimpancé necesitara la ayuda de otro para alcanzar una cuerda, tras la que se escondía la deseada banana. Los resultados de la prueba mostraron que ciertos chimpancés estaban más dispuestos ayudar a los otros, y que estos individuos eran solicitados con más frecuencia para labores de ayuda.

Por su parte, un gran estudioso de los chimpancés en libertad, Frans de Waal, nos dice que la cooperación es tan importante como la competición en las comunidades de primates. La cooperación es frecuente entre madres y crías y también entre machos adultos, sean cuales sean sus relaciones consanguíneas. De hecho, este autor ha comprobado que esta cooperación entre machos adultos se da frecuentemente como parte de unas alianzas para alcanzar cierta posición social en el grupo. En palabras del propio autor: «Las coaliciones políticas han sido reconocidas desde hace mucho, como parte de un elaborado "mercado de servicios", en el que los chimpancés comercian con el *acicalamiento*, el sexo, la comida y el apoyo. Los roles de reciprocidad que gobiernan el intercambio social están comenzando a comprenderse, pero la evidencia se acumula respecto al hecho de que los chimpancés retribuyen tanto los actos positivos (por ejemplo, compartir comida preferentemente con previas parejas en el acicalamiento), como los negativos (por ejemplo, ajustar cuentas con aquellos que previamente se les opusieron). Estas tendencias son conocidas entre los humanos como "gratificación" y "castigo", respectivamente» (De Waal, 2005a).

Que la transmisión cultural existe entre grandes antropomorfos y otros primates, es una realidad; lo que está en debate es cómo se da, con qué intensidad y con qué frecuencia. Veamos algunos ejemplos. Tomemos el caso de Imo, una macaco japonesa que se hizo famosa por su inteligencia y astucia. Todo empezó cuando los investigadores dejaron en la playa unas patatas. Imo destacó desde el principio, porque tras coger una patata y ver que estaba llena de arena, se fue hacia el agua y la lavó. Imo superó todas las expectativas cuando los investigadores vieron que si le dejaban granos de cereal mezclados con tierra, la macaco cogía un puñado y lo llevaba igualmente al agua, donde la arena se hundía y el grano flotaba, de manera que ya solo tenía que recogerlos limpiamente con la mano para llevárselos directamente a la boca. Indudablemente, la inteligencia de Imo es sorprendente, especialmente cuando nos preguntamos si, en particular en el segundo caso, a nosotros se nos hubiera ocurrido una solución tan eficaz para separar de una sola vez el grano de la arena.

Naturalmente sería de esperar que una conducta tan sabia se extendiera con rapidez por toda la comunidad. Y hasta cierto punto es así, ya que al parecer ese comportamiento no era exclusivo de Imo. De todas formas, los científicos observaron que tras dos años de ejecutar esas acciones, los macacos más allegados a Imo comenzaron a realizarlas, tardándose tres años en total para que tan solo un 40 por 100 del grupo lo hiciera. En el 60 por 100 restante hay que incluir a la totalidad de los individuos más viejos de la comunidad, los más reticentes, como en cualquier sociedad humana o no humana, a aceptar cambios en su vida. Es importante recalcar que la velocidad de adquisición del nuevo comportamiento no se aceleró con el incremento de individuos que lo realizaban. Ello tendría un significado fundamental: si el mecanismo de aprendizaje fuera la imitación, conforme un mayor número de individuos lo realizara, mayores oportunidades habría para los noveles de observar el evento, y, por tanto, más rápidamente se hubiera extendido la adquisición de tal comportamiento. Las ventajas de la imitación parecen ser tantas, al menos para los estadios iniciales de aprendizaje y, por tanto, de la difusión, que quizá debamos revisar nuestro concepto de esta fórmula, tan denostado en nuestra cultura a favor de la creatividad.

No obstante, hemos de recalcar otros resultados de las investigaciones con los macacos japoneses: cuando se registró el primer lavado de grano fue en 1953; en 1962, la población de macacos ya mostró tres maneras diferentes de realizar esta operación. En 1972 había seis tipos de lavado y en 1983 se registraron ocho. Esto implica que, al margen de la lentitud en la difusión social de las ventajas culturales entre estas poblaciones, se demuestra un claro fenómeno de acumulación informativa y diversificación de opciones a través de los años.

Otro ejemplo de difusión cultural en primates no humanos lo encontramos entre ciertos orangutanes que viven en una región de pantanos de Kluet, en Sumatra. Normalmente, los orangutanes son solitarios. Sin embargo se ha observado que aquellos que viven en la región de los pantanos, no solamente son sociables, sino que además son los únicos de este género que parecen transmitir ciertas informaciones relativas al acceso a la miel, la selección de las mejores ramitas para hurgar en hormigueros, y hasta de emitir un ruido que, al parecer, solo producen inmediatamente antes de irse a dormir (Van Schaik, 2006). Según los investigadores, este comportamiento está extendido entre toda la población, variando de comunidad en comunidad, igual que cualquier tradición humana.

Además de estos casos con orangutanes, también tenemos las múltiples observaciones de uso de tradiciones para partir nueces, hurgar en termiteros, coger hormigas y recoger miel, entre otras, por parte de determinados individuos o grupos poblacionales de chimpancés (todo ello puede consultarse en Boesch y Tomasello, 1998). Al margen de las connotaciones tecnológicas a tratar más adelante, es indudable la necesidad de intervención de un factor de difusión en estas tradiciones, difusión que solo puede darse en un entorno social intenso.

El caso de la plasticidad neuronal

En todos los animales, el aprendizaje y la memoria están relacionados con la remodelación de sinapsis, la extensión de las prolongaciones neuronales, o neuritas, la formación de nuevas sinapsis, la potenciación a largo plazo o

mantenimiento de la actividad sináptica durante largos periodos y, en algunos animales, la formación de nuevas neuronas. A todos estos procesos se los engloba bajo la denominación de neuroplasticidad.

Las neuronas neocorticales y del hipocampo, relacionadas con la memoria y funciones cognitivas complejas, es probable que presenten mayor neuroplasticidad que las neuronas de regiones cerebrales relacionadas con funciones automáticas, que no requieren ser modificadas por la experiencia. Durante el desarrollo del individuo se produce una reducción progresiva de la capacidad de formar conexiones sinápticas nuevas o modificar las ya existentes. Las neuronas que maduran más lentamente poseen una mayor plasticidad sináptica en el adulto, en la que intervienen los mismos genes que controlan el desarrollo cerebral fetal, por lo que puede decirse que dicha plasticidad es una continuación de los procesos de desarrollo embrionario (Jacobson, 1969). La maduración prolongada del neocórtex humano, especialmente de las áreas de asociación, permite disponer de más tiempo para que se produzcan las modificaciones estructurales y funcionales asociadas al aprendizaje. La evolución cerebral en los primates, y especialmente en los seres humanos, probablemente se acompañó de una mayor neuroplasticidad en ciertas áreas cerebrales (Arendt, 2001).

La expansión del neocórtex humano se caracteriza, sobre todo, por el aumento de tamaño de las áreas de asociación, que representan el 85 por 100 de su superficie. Durante el desarrollo individual, las áreas de asociación neocortical maduran más tarde que las áreas primarias, motoras y sensoriales. Datos recientes indican que dichas áreas retienen un alto grado de neuroplasticidad, no solo durante el desarrollo cerebral sino, aunque en menor medida, a lo largo de toda la vida del individuo (Arendt, 2001).

En las neuronas pertenecientes a las áreas de asociación, la remodelación estructural y la creación de nuevas sinapsis persistiría durante la vida adulta, por lo que en dichas neuronas seguirían manifestándose características juveniles, es decir, propiedades que habitualmente se asocian a las células inmaduras. Entre ellas destaca la expresión durante la edad adulta de genes relacionados con el desarrollo cerebral, los cuales

contribuirían a aumentar la neuroplasticidad en el adulto y, por lo tanto, las capacidades de aprendizaje, memoria y otras funciones cognitivas complejas (Arendt, 2001). En dichas neuronas se habría producido una *neotenia neuronal*, es decir, la retención de rasgos juveniles durante la madurez. La neuroplasticidad en las áreas de asociación podría haberse intensificado significativamente en el ser humano, contribuyendo a una mayor memoria a largo plazo y a la capacidad lingüística, lo que tal vez podría constituir una adaptación del cerebro humano a la nueva «realidad virtual» creada por la cultura simbólica. ¿Existen datos funcionales, genéticos y moleculares que apoyen la hipótesis de un incremento de neuroplasticidad durante la evolución del cerebro humano? Pues sí.

Las apolipoproteínas

Las apolipoproteínas E (ApoE), transportadoras de colesterol, contribuyen a la homeostasis, o autorregulación del equilibrio fisiológico, de los fosfolípidos de la membrana neuronal y a la estabilización del citoesqueleto celular, interviniendo en la reparación de las membranas e influyendo en los procesos de plasticidad sináptica y aprendizaje. Existen tres alelos o variantes del gen *ApoE*: *ε2*, *ε3* y *ε4*. El alelo *ε3* es el más frecuente en todas las poblaciones humanas, mientras las frecuencias de *ε2* y *ε4* son mucho menores. La frecuencia de *ε3* en Europa es del 78,5 por 100. *ε4* y *ε2* presentan frecuencias del 13,5 por 100 y del 8 por 100, respectivamente (Corbo *et al*., 1999). Dado que la variante *ε3* es mucho más frecuente y que los portadores de *ε4* son mucho más propensos a presentar transtornos cardiovasculares y enfermedad de Alzheimer (esta es cuatro veces más frecuente en los portadores de un alelo *ε4* y diez veces más frecuente en los portadores de dos alelos), se pensó inicialmente que el alelo *ε4* era el resultado de una mutación deletérea que se había producido a partir de *ε3*. Estudios posteriores, sin embargo, encontraron que el alelo ancestral, que compartimos con el resto de los primates y muchos otros mamíferos, era en realidad *ε4*, y que las variantes *ε3* y *ε2* eran el resultado de mutaciones producidas a partir de este. En el año 2000, Fullerton y colaboradores demostraron que la mutación más antigua que distinguía a *ε3* de *ε4* se

produjo entre 220.000 y 150.000 años atrás. Demostraron además que se había producido una selección positiva a favor de la variante *ε3* en los últimos 200.000 años (Fullerton *et al*., 2000). ¿Qué ventajas adaptativas presentaba dicho alelo? Varios investigadores sugirieron que la selección de *ε3* tuvo lugar por la protección que esta variante confería ante los transtornos cardiovasculares y la enfermedad de Alzheimer. Sin embargo, dado que pocos entre nuestros antepasados cazadores-recolectores vivían mucho más allá de los sesenta años, el ejercicio físico intenso que requería su modo de vida y su dieta pobre en grasas saturadas, dicha hipótesis parece muy improbable.

En el año 2002, junto a Eudald Carbonell, uno de nosotros (EB) propuso una hipótesis alternativa: los portadores de *ε3* presentan una mayor neuroplasticidad y capacidad de reparación sináptica, lo que habría contribuido a mejorar las capacidades de aprendizaje, memoria y otras funciones cognitivas complejas, como el lenguaje, motivo por el cual la variante ε3 de la ApoE habría sido seleccionada. Dicha selección tuvo lugar coincidiendo con el progresivo desarrollo de la cultura simbólica compleja. Dado que en las sociedades preliterarias el almacenamiento y transmisión de la cultura simbólica dependía exclusivamente de la memoria biológica individual, en la que interviene la neuroplasticidad, y que el mantenimiento de dicha cultura requería la transmisión de gran cantidad de información de una generación a otra, todo ello pudo promover la selección de dicho gen. Pronosticamos también que muchos otros genes relacionados con la neuroplasticidad habrían sido seleccionados durante la evolución humana. En esta misma línea, numerosos trabajos están aportando nuevos datos en favor de la importancia de la plasticidad sináptica en la evolución cerebral humana. Los nuevos hallazgos sugieren que la mayoría de cambios genéticos ocurridos durante la evolución cerebral humana parecen ser el resultado de diferencias en la regulación genética, que indujo cambios en la expresión de genes relacionados con la actividad neuronal. Pero esta ampliación de las capacidades cerebrales y cognitivas tuvo un precio, como veremos más adelante.

El «brain's default mode network»

El «brain's default mode network», que podría traducirse como «la red cerebral por defecto», consiste en un grupo de áreas del córtex de asociación cerebral humana conectadas entre sí, entre las que se encuentran el córtex prefrontal ventromedial y dorsomedial, el lóbulo parietal inferior, el córtex temporal lateral, la circunvolución del cíngulo y el hipocampo y áreas adyacentes. Dicho conjunto de áreas despliega una elevada actividad cuando el individuo está en reposo, actividad que disminuye al realizar cualquier tipo de tarea, física o mental (Buckner *et al*., 2008). El «default mode network» interviene en la memoria autobiográfica y en la planificación, es decir, en la capacidad de viajar mentalmente en el tiempo, así como en funciones relacionadas con la inteligencia social, como la Teoría de la Mente o la toma de decisiones morales. El conjunto de áreas que constituyen el «default mode network» parece también ejercer cierto control sobre el resto de las áreas de asociación.

La glicólisis aerobia, que en el cerebro adulto mide la actividad y plasticidad sinápticas, está significativamente elevada en dos áreas de asociación del cerebro humano: el córtex prefrontal dorsolateral, relacionado con la memoria operativa, y el «brain's default mode network». Ello quiere decir que en dichas áreas persiste una elevada actividad y plasticidad sinápticas en la edad adulta, así como un incremento del metabolismo neuronal. Dado que una elevada actividad y plasticidad sinápticas son características propias de un cerebro en fase de desarrollo en cualquier especie de mamífero, la conclusión a la que llevan dichos hallazgos es que, en el ser humano, se ha producido una adaptación por la que las neuronas de determinadas áreas corticales retienen características juveniles durante la edad adulta, es decir, dichas áreas presentan una acusada neotenia neuronal. Las áreas cerebrales humanas en las que persisten características juveniles a lo largo de la vida, están relacionadas con el aprendizaje, con distintas formas de memoria, operativa y autobiográfica, y con características que se asocian a la conciencia extendida (Bufill *et al*., 2011).

6

La tecnología prehistórica

El lector habrá comprobado que no hemos tratado de las evidencias arqueológicas a lo largo de estos últimos capítulos. Y ello por una razón muy especial: al contrario que la paleoneurología y la paleoantropología, la arqueología representa, no el potencial biológico de un homínido, sino su acción real en el pasado. Esto ofrece una ventaja, pero también un inconveniente: precisamente por mostrar las realidades del pasado, la arqueología no puede dar cuenta de las capacidades operativas que tenían los individuos prehistóricos, sino solo de las que, de hecho, materializaron: es decir, la arqueología solo puede garantizar la capacidad mínima de acción de los homínidos prehistóricos. Y ello, con serios obstáculos, que es la realidad arqueológica omnipresente: de entrada, porque no toda actividad y capacidad humana deja huella material; después porque, cuando es así, pocas veces el material se conserva durante cientos de miles de años (y, a mayor tiempo, menor conservación); finalmente, porque no siempre es posible ni está en nuestra mano recuperarlo. No obstante, algo podemos hacer, pero solo si nos arriesgamos a enfocar el registro empírico con una mirada diferente.

La evidencia arqueológica más perenne que existe es la industria lítica: los restos de la fabricación de los instrumentos de piedra que utilizaron los homínidos prehistóricos. Estas evidencias incluyen los restos y los instrumentos, así como los procesos de obtención y gestión de las materias primas, de producción instrumental, de economía gestual, de transporte de útiles entre ocupaciones, etc. Todo ello se estudia a través de la investigación tecnológica.

Mapas mentales

Comencemos por la obtención y gestión de las materias primas. En general, durante la mayor parte de la evolución humana los materiales líticos utilizados para la fabricación de útiles son de origen local, encontrándose en forma de bloques o cantos en las cercanías de las ocupaciones, bien sea en terrazas de ríos o en estratos que afloran a la superficie. No es hasta el Paleolítico Superior avanzado cuando comienza a desarrollarse lo que debió de ser un comercio de larga distancia de ciertos materiales de especial calidad, encontrados en yacimientos situados a centenares de kilómetros de su lugar de origen.

Por tanto, durante prácticamente toda la Prehistoria las áreas de donde proceden las materias primas utilizadas en las ocupaciones no exceden una veintena de kilómetros, tratándose frecuentemente de distancias mucho más cortas, a menudo a pie de ocupación. A veces, cuando las distancias son apreciables, los homínidos tuvieron que hacer *ex profeso* esas excursiones de aprovisionamiento de material, pero también ocurría que fueran obteniendo las materias primas a lo largo de un recorrido territorial que favorecía el abastecimiento de ciertos recursos en los puntos del paisaje apropiados. Así, por ejemplo, hoy sabemos que los neandertales que ocuparon el Abric Romaní (Capellades, Barcelona) hace unos 40.000 años traían un tipo de sílex específico —que solo se localiza a varias decenas de kilómetros de la ocupación— en un recorrido presumiblemente regular que parecen haber llevado a cabo desde los llanos del interior hacia la costa, siguiendo el curso del río Anoia (Carbonell y Vaquero, 2002; Vallverdú *et al*., 2005).

Sea como fuere, lo cierto es que los grupos humanos que vivieron durante el Pleistoceno debían de tener un control muy estrecho del territorio que explotaban, bien en recursos abióticos, bien en los bióticos, ya que su subsistencia dependía enteramente de ello. Controlar las áreas donde se dan las diferentes variedades y calidades de materias primas, por donde discurre un curso fluvial, donde se dan determinados frutos comestibles y aquellos donde pastan los herbívoros a cazar, todo ello conlleva unas características cerebrales necesarias: una memoria de largo alcance y un buen desarrollo de los sistemas de orientación espacial.

Como ya se ha comentado anteriormente, la memoria de larga duración se da cuando una memoria reciente se recrea de modo reiterado y relativamente recurrente durante varios años, de manera que los circuitos neurales que se activan en el acto de recordar se van estandarizando por sensibilización acumulativa de las neuronas implicadas. Por su parte, el sistema de orientación espacial por excelencia es el hipocampo, situado en la zona interna del cerebro. Eleanor Maguire ha demostrado que los taxistas de grandes ciudades, en este caso Londres, poseen un hipocampo de mayores dimensiones que los profesionales de cualquier otro trabajo. Y más llamativo aún, que es el hipocampo derecho el más desarrollado (Maguire *et al*., 2000). Y no es de extrañar, si tenemos en cuenta que el hipocampo derecho se sitúa en el interior del hemisferio del mismo lado, y que una de las competencias de este es la habilidad espacial.

Los humanos, al parecer, utilizamos tres estrategias de orientación en el espacio, que pueden darse independientemente o combinadas: la guía, la integración del camino y el seguimiento de la ruta. La guía supone el avistamiento de ciertos puntos de referencia por los que guiarnos; la integración del camino supone retroceder paso a paso por los mismos caminos recorridos, de segmento en segmento y guiándonos por estímulos externos, como el viento, sonidos, olores, etc., que han quedado registrados en el cerebro en cada uno de estos segmentos. Por último, el seguimiento de la ruta, que combina el uso de puntos de referencia con direcciones y sentidos, como torcer a la izquierda, subir y girar a la derecha, etc. Esta es la forma más eficaz para determinado tipo de paisajes, como los urbanos, pero también la más arriesgada, porque depende extraordinariamente de la memorización de las secuencias de acciones.

Lógicamente, gran parte de los animales terrestres de pequeñas dimensiones fundamentan su orientación en el espacio en la segunda opción, la integración del camino. Los voladores pueden descansar más en la guía, pero desde luego solo nosotros nos apoyamos también en el seguimiento de ruta, ya que, casi por definición, supone el uso del lenguaje.

Obviamente, no sabemos por qué medios se guiaron los homínidos de otras especies, aunque sí debemos suponer que los tres sistemas fueron importantes para aquellos que hubieran desarrollado un lenguaje. Lo que sí

parece preciso admitir es que los mapas mentales de los territorios que explotaban debían de estar muy desarrollados, lo mismo que posiblemente sus hipocampos derechos, especialmente los de quienes habitaran paisajes particularmente agrestes o cambiantes estacionalmente, o los de aquellos individuos de mayor traza para la exploración.

Fabricar instrumentos

Fabricar instrumentos supone una capacidad de planificación y de organización contingente o secuencial de acciones, encadenadas de tal manera que finalmente se obtenga el útil deseado. Sin embargo, esta cadena puede ser de muy variada entidad. No es lo mismo elaborar un bifaz como el hallado en la Sima de los Huesos de Atapuerca que fabricar una única lasca con filos cortantes (fig. 6.1). La elaboración de los instrumentos más complejos requiere de un esquema mental que contenga la representación, a través de la abstracción, del objeto final a obtener; que sopese qué materiales son aptos para tal objetivo y con cuáles se cuenta; que seleccione los cantos o bloques apropiados; y por último, que visualice la secuencia gestual necesaria para modificar tales soportes, reduciendo su masa y volumen, hasta la obtención de la pieza deseada.

Desde este punto de vista, el cerebro del tallador debe de estar continuamente activo en las vías neurales y áreas corticales implicadas en la secuenciación y en la evaluación y toma de decisiones. Como ya vimos en su momento, la capacidad de secuenciación en series largas es una de las características asociadas al área de Broca, situada en el lóbulo frontal izquierdo, del cerebro. Por su parte, la evaluación, valoración y toma de decisiones son aspectos esenciales de la cognición compleja humana, cuyo fundamento anatómico cerebral se localiza en el área prefrontal del lóbulo frontal del cerebro. Según muchos autores, esta zona es la que, al parecer, ha sufrido un mayor desarrollo durante la evolución humana, muy por encima de lo que cabría esperar para un crecimiento cerebral homogéneo.



FIGURA 6.1. Bifaz de la Sima de los Huesos.

Al contrario que los instrumentos muy configurados, la elaboración de útiles simples, como son las lascas con filos cortantes, no tiene ni mucho menos tal complejidad. En realidad, cualquier percusión sobre una materia rocosa puede dar lugar a que el fragmento que salte contenga filos agudos que puedan servir para cortar. Esta sería la manera expeditiva de obtener estos instrumentos, tan básicos, pero tan necesarios. En este caso, el esquema mental necesario para obtener tales productos es básicamente el mismo, pero mucho más simplificado en cuanto a selección de materiales, de formas, de volúmenes y, en especial, de la secuencia de gestos técnicos o cadena operativa.

Como hemos visto en otros apartados, la tecnología más antigua, llamada Modo 1 o Olduvaiense, con 2,5 millones de años de antigüedad, se caracteriza a grandes rasgos por la producción de útiles de este último tipo, muy básico (fig. 6.2), mientras que la del Modo 2, con 1,7 millones de años de antigüedad, contiene numerosos elementos que la hacen mucho más compleja, del tipo explicado al principio. La primera fue elaborada por *Homo habilis/rudolfensis*, mientras que la siguiente, por *Homo ergaster*.

Tradicionalmente, se ha interpretado que las industrias pertenecientes al Modo 1 son expeditivas y oportunistas, con cadenas operativas muy simples, que incluyen un número escaso de gestos técnicos. Y esto, en general, es así. Lo que ha cambiado en los últimos años es la apreciación real de los procesos de fabricación de estos instrumentos tan simples: los primeros talladores no tallaron los bloques y cantos de cualquier manera,

sin orden ni organización. Muy al contrario, ya desde el principio parece que se están aplicando métodos de talla muy organizados, estandarizados y recurrentes, como es el método centrípeto.

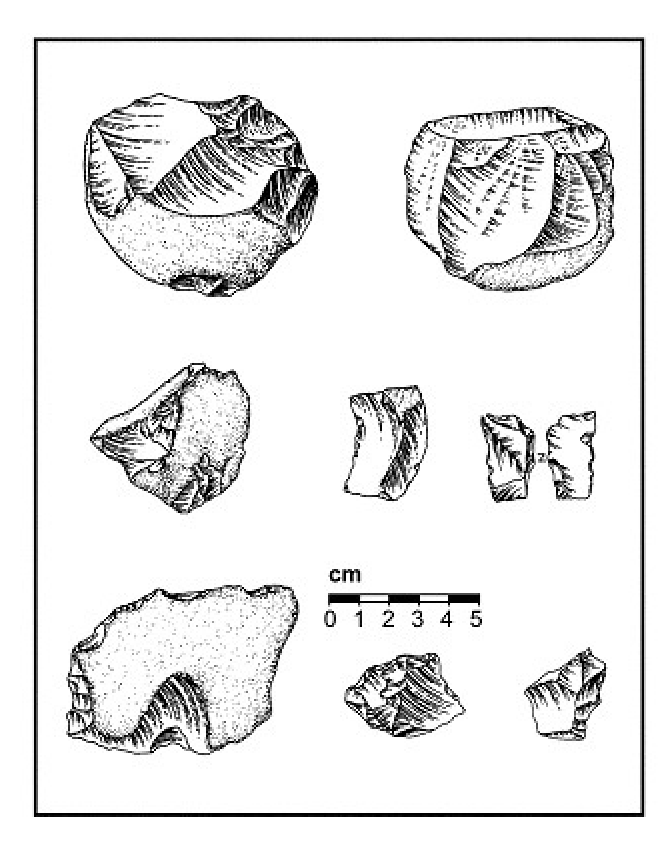


FIGURA 6.2. Herramientas líticas del Modo 1 u Olduvaiense procedentes del yacimiento de Aïn Hanech (Argelia), fechadas en 1,8 millones de años.

Por tanto, si bien es cierto que no existe diversidad ni en los métodos de producción ni en los productos de las industrias más antiguas, no es menos cierto que, una vez que estas industrias se generalizan entre las diferentes poblaciones hace unos 2,5 millones de años, ya están estandarizadas. Y la organización y estandarización son parámetros cognitivos que implican la memorización de una secuencia de actos y de una recurrencia en los mismos, así como su formulación, a través de la abstracción, en protocolos de actuación duradera.

Anne Delagnes y Hélène Roche investigaron las capacidades técnicas de los homínidos de hace 2,34 millones de años del yacimiento de Lokalelei 2C (Kenia). Ellas lo explican de la siguiente manera: «Los talladores de

Lokalalei 2C ya habían interiorizado la noción de planificación y previsión en la obtención y gestión de la materia prima. Más allá de la simple maestría en los condicionamientos técnicos básicos de la talla lítica, ellos mantuvieron un alto control en la talla de lascas, siguiendo sistemáticamente protocolos técnicos y obteniendo una alta productividad. Los datos sugieren que los homínidos primitivos mostraron competencias técnicas distintivas y patrones de comportamiento tecno-económicos, lo cual indica una complejidad interna a la ocupación y una diversidad externa a ella, que no está siendo identificada por las clasificaciones crono-culturales actuales» (Delagnes y Roche, 2005).

En un experimento de notable originalidad, los investigadores Dietrich Stout, Nicholas Toth y Kathy Schick estudiaron con tomografías de emisión de positrones (PET) las activaciones neurales que se daban en el cerebro de un experimentado tallador de instrumentos típicos del Modo 1 u Olduvaiense, tanto cuando imaginaba cómo tallar los útiles, como cuando los tallaba de hecho (Stout *et al*., 2000). Los resultados del estudio remarcaban el alto grado de activación de áreas conocidas por su implicación en la cognición espacial compleja, la cual requiere de la integración de diversos aportes sensoriales (visión, tacto y sentido de la posición y movimiento corporal). Es decir, del cerebelo y de las áreas motoras y somatosensoriales del córtex cerebral, situadas en la conjunción entre los lóbulos frontal y parietal. Los investigadores concluyen que la expansión de estas áreas de asociación de primer orden fue particularmente importante en la evolución humana.

Pero este interesantísimo experimento ofreció más resultados: en primer lugar, que la mayor parte de las áreas que se activaban durante la talla real, lo hacían también en la fase en que el sujeto solo imaginaba el proceso, aunque con una afluencia sanguínea menor. En este sentido, y recordando lo comentado para las neuronas espejo en el capítulo sobre el aprendizaje, podría sugerirse que tal mecanismo no solo actúa cuando se mira a otro ejercer un movimiento, sino también, al menos en el caso humano, cuando lo imaginamos nosotros mismos. Otro de los resultados del experimento de Toth y colaboradores es que, al parecer, la actividad en el hemisferio izquierdo es entre 1,5 y 3,5 veces mayor que la del derecho,

probablemente consecuencia de que el tallador es diestro, pero quizá también como reflejo de la activación del área de Broca y aledaños, implicadas en la secuenciación. Además, interviene de forma importante la zona inferior del lóbulo parietal, en la que se sitúa el área de Wernicke en muchos sujetos. Recordemos que esta es un área lingüística encargada de la conceptualización, pero también parece estar implicada en la integración e interpretación de asociaciones de *inputs* sensitivos. Según Roland (Roland, 1993) esta región es filogenéticamente reciente y quizá no tiene parangón en ningún otro primate.

Finalmente, resulta extremadamente interesante el hecho de que, al parecer, en ningún momento se activara ninguna zona del lóbulo prefrontal durante la talla real o la imaginaria que el sujeto recreaba. Esto, en principio, podría resultar contradictorio, si tenemos en cuenta que la talla supone cierta dosis de evaluación y decisión, como hemos comentado. No obstante, los propios autores insisten en que sería prematuro sacar conclusiones, ya que se trata de un único sujeto observado, y que resultaría interesante realizar el mismo experimento con un novicio en la actividad de talla de instrumentos. En este sentido, pienso que pueden caber más explicaciones a la ausencia de activación del lóbulo frontal: en primer lugar, el tallador tan solo disponía de un único canto para imaginar la talla o tallarlo realmente, pero no tenía que comenzar el proceso desde cero, seleccionando los materiales con las formas más adecuadas. En segundo lugar, el sujeto estudiado es un experimentadísimo tallador, con más de veinte años de experiencia a cuestas. Por tanto, quizá esta persona tiene tan integrado el protocolo de valoraciones y acciones, especialmente tratándose de instrumentos muy sencillos, que ya no hay cabida para las tareas de sopesar y evaluar, sino solo para la mecánica de actuar.

Recientemente se está desarrollando una nueva línea de investigación sobre la llamada «memoria operativa», directamente relacionada con la capacidad tecnológica, planificadora, decisoria e, incluso, simbólica y lingüística del individuo, pero parte integrante de lo que se denomina función ejecutiva de la cognición. Uno de los primeros autores que trabajaron sobre tal concepto fue James Russell (Russell, 1996), para quien el sustento básico de cualquier actividad compleja reside en la capacidad de

representación, y esta consiste en la habilidad de «mantener en mente» un referente sin que se le esté observando en el momento. Este sería el principio de la «memoria operativa». Con posterioridad, este concepto ha sido desarrollado desde el punto de vista evolutivo por Thomas Wynn y Frederick Coolidge en varios trabajos (Coolidge y Wynn, 2001; Coolidge y Wynn, 2005; Martín-Loeches, 2006; Wynn y Coolidge, 2004; Wynn y Coolidge, 2006), a los que se empiezan a sumar los de otros investigadores (Martín-Loeches, 2006). Para ellos, el concepto de *memoria operativa* se refiere a un sistema de cognición tripartito que consiste en una central ejecutiva y dos sistemas subordinados. La central ejecutiva estaría básicamente implicada en el mantenimiento de la atención y de la capacidad de decisión, funciones ambas del lóbulo frontal, y los dos sistemas subordinados serían el de almacenaje fonológico —para el mantenimiento de la información basada en el lenguaje— y el del control visuo-espacial, un punto de contacto entre la información visual y espacial.

Los instrumentos

Si los procesos de fabricación de útiles pueden mostrar una evolución, también lo hacen, de hecho, los propios instrumentos. No obstante, ni esta evolución es lineal, ni afecta a todos y cada uno de los útiles producidos. Por ejemplo, sí es verdad que, durante el desarrollo del Pleistoceno inferior y medio, los conjuntos instrumentales van adquiriendo mayor diversidad en tipos y mayor inversión de trabajo en la configuración de sus morfologías y potenciales. Es por ello que las industrias más antiguas no presentan prácticamente ningún útil retocado, mientras que las correspondientes al Modo 2 o Achelense sí los incluyen, ofreciendo además cierta diversidad. Los propios conjuntos industriales del Modo 2, dependiendo de si son del Pleistoceno medio inicial o del final, parecen mostrar un progresivo perfeccionismo de la configuración de algunos de sus instrumentos característicos, como los bifaces. De cualquier forma, nada de esto es aplicable a la totalidad del instrumental, como hemos dicho, ni siquiera a todos los instrumentos pertenecientes a las categorías que sí lo cumplen.

Un aspecto llamativo es la tendencia a diversificar los tipos de útiles retocados a lo largo del Pleistoceno. Las primeras industrias del Modo 1 u Olduvaiense prácticamente no contienen ningún instrumento retocado, aunque sí útiles sobre canto, escasamente configurados, de grandes dimensiones. Gradualmente, los conjuntos instrumentales se van ampliando con raederas, denticulados, bifaces, hendedores, etc., durante el desarrollo del Modo 2, pero desaparecen algunos de los instrumentos sobre canto. El Modo 3 o Musteriense mantiene raederas y denticulados, a los que se añaden ahora las puntas, todo ello con mayor diversidad morfológica hacia el final del periodo. Pero, nuevamente, no todos los conjuntos industriales cumplen esta tendencia. De hecho, la mayor parte de las veces es imposible situarlos en un punto de la evolución tecnocronológica.

Al margen de las diferencias crono-culturales, esto ocurre en parte porque cada ocupación humana presenta unas características diferentes dependiendo fundamentalmente de tres factores: su función, su temporalidad y el tamaño del grupo que interviene. Otros condicionantes que contribuyen a la diversidad industrial entre yacimientos son los diferentes entornos paisajísticos, los estacionales y la presencia o ausencia de materiales líticos de diversas calidades. Por último, y como guinda a esta complejidad, tenemos las diferentes tradiciones. Son varios los autores que han identificado la existencia de tradiciones en algunas áreas con varios yacimientos o con localidades que cuentan con largas secuencias ocupacionales: así, se ha observado que las industrias pertenecientes a un mismo yacimiento, aunque muy lejanas en el tiempo, son más parecidas entre sí que las que se encuentran en yacimientos cercanos de cronologías parecidas. Estas, a su vez, cuentan con un mayor número de similitudes que las halladas al comparar yacimientos distantes geográficamente, aunque sus cronologías sean las mismas (Geneste, 1988; Mosquera, 1996; Mosquera, 1998). El porqué de este fenómeno no parece quedar totalmente explicado recurriendo exclusivamente a las diferencias locales de materia prima. Podría darse el caso estudiado por Lemonnier, de la cultura material de un pueblo de Papúa Nueva Guinea, los anga (Lemonnier, 1986). Al parecer, ellos sabían cómo elaborar una flecha especialmente mortífera, utilizada

normalmente por otros grupos, pero no la fabricaban. Según el autor, los estándares de la comunidad son, desde la perspectiva de un artesano individual, el rango apropiado de formas entre las cuales él puede elegir.

Sobre este panorama general, algunos autores han intentado bucear en el estudio técnico de los instrumentos, en busca de posibles implicaciones cognitivas reflejadas en su factura. Thomas Wynn y John Gowlett fueron los precursores en formular y defender que existió un gran salto cognitivo entre *Homo habilis/rudolfensis* y *Homo ergaster*, pues la gran diferencia entre las industrias del Olduvaiense (Modo 1) y las del Achelense (Modo 2) es la adquisición del concepto de *simetría* por parte de las segundas (Gowlett, 1986; Wynn, 1981). El concepto de simetría y la concepción volumétrica y espacial de los instrumentos ha sido amplia e intensivamente analizados por Wynn (Wynn, 2002).

Otros autores han insistido en la complejidad inherente a las evidencias de que ya los homínidos del Pleistoceno medio y superior contaran con una capacidad de previsión de tipo moderno, la cual les llevaba a fabricar instrumentos *antes* de que fueran necesitados, para así evitar imponderables respecto al acceso a materias primas y oportunidad de talla cuando se les requiriera (Kuhn, 1995). Además, conforme se aplica más esfuerzo en la configuración de determinados útiles, estos adquieren mayor valor y han de ser amortizados, de manera que son mantenidos y transportados de ocupación en ocupación, hasta su final abandono. Así, podríamos decir que el ciclo de vida de los instrumentos del Modo 1 se adecua mejor a la fórmula: necesidad-producción-uso-abandono. Por el contrario, muchos conjuntos instrumentales del Modo 2 responderían mejor al siguiente ciclo: producción-necesidaduso-transporte-uso-transporte-reavivado-uso-etc.-abandono.

Toda la complejidad contenida en estos procesos técnicos, secuencias gestuales, control de territorios, mapas mentales, previsión y organización, y, además, su expansión geográfica por varios continentes, todo ello no puede darse, según muchos investigadores, sin la ayuda de un lenguaje notablemente complejo (Belfer-Cohen y Goren-Inbar, 1994; Isaac, 1976).

Comportamiento tecnológico y otras especies tecnólogas

Un instrumento es «aquello que sirve de medio para hacer algo o conseguir un fin». Por tanto, fabricar o elaborar un instrumento sería transformar algo para que sirva de medio de cara a conseguir algún fin. Es por esto que existe en la actualidad un gran debate en torno a si otros primates como los chimpancés, son o no tecnólogos. En entornos naturales, todos conocemos los casos de los chimpancés que rompen varas a las que quitan las pequeñas ramitas de su superficie, para luego introducirlas en los termiteros, sacarlas llenas de termitas y llevarse a la boca lo que parece ser un exquisito bocado. También sabemos de varios grupos de chimpancés que rompen nueces, colocándolas encima de un yunque y percutiendo sobre ellas con otra piedra. En concreto, Julio Mercader y colaboradores han realizado un magnífico estudio de observación de un grupo de chimpancés de la Costa de Marfil, en el que documentan esta actividad, tras el transporte reiterado de bloques de piedra al área del bosque donde se dan unas nueces de cáscara particularmente dura. Esta reiterada percusión ha provocado la fractura de muchos bloques, cuyos fragmentos, en algunos casos, pueden ser confundidos con lascas intencionales (Mercader *et al*., 2002).

En entornos humanizados, son muchos los experimentos en que se coloca un fruto en un lugar inaccesible, pero se le facilita al chimpancé alguna herramienta de acceso a él, como un cajón, un palo, una cuerda, etc., de manera que el animal tenga que componer algún «mecanismo» que le ayude a alcanzar el fruto. Y lo hacen, por supuesto. Llama especialmente la atención el comportamiento tecnológico de algunos bonobos entrenados para la talla de piedras, como es el caso de Kanzi, quien es capaz de hacer saltar algunas lascas de un núcleo de sílex, aunque sus movimientos sean lentos y torpes. No obstante, ni la prensión del núcleo ni la trayectoria del golpe son precisas, como tampoco parece existir una evaluación sopesada de las áreas potencialmente idóneas ni los ángulos adecuados. Por otra parte, se tiene constancia de que tal comportamiento es puntual y aparentemente ligado a los deseos e instrucciones del experimentador. Es interesante constatar que existe un fuerte condicionante para los primates no humanos en la prensión entre pulgar y el resto de los dedos, que no es todo lo precisa que la tarea requiere. Son varios los investigadores que se han dedicado a analizar las secuencias de gestos técnicos por parte de

chimpancés y compararlas con las de los primeros homínidos, aunque destaca especialmente la labor de Frédéric Joulian (Joulian, 1994; Joulian, 1995; Joulian, 1996).

Se atribuye también un comportamiento tecnológico a otras especies, como los cuervos, concretamente a la especie *Corvus moneduloides* de Nueva Caledonia. Al parecer, determinados ejemplares de estas aves son capaces de elegir alambres, curvarlos cada vez más, ensayando en cada momento su aptitud, hasta que finalmente consiguen darles un ángulo apropiado para utilizarlos como ganchos. Con ellos, sacan un recipiente con alimentos solo accesible mediante este método (Kenward *et al*., 2005; Weir *et al*., 2002). Este comportamiento, en verdad, es claramente tecnológico, puesto que incluye un componente fundamental del proceso: el ensayo-error.

Para Thomas Wynn, tres son los componentes del comportamiento tecnológico: el sensorial-motor, el asociativo y el planificador (Wynn, 1995). El componente sensorial-motor representaría al encadenamiento de gestos biomecánicos con contigüidad espacial. En un estudio elaborado por Peter Reynolds, se grabaron en vídeo todas las secuencias de acciones comprometidas en los juegos que realizaban espontáneamente una serie de niños y de chimpancés, por separado. En uno de los casos se trataba de observar qué hacían los individuos ante un montón de arena. Unos hacían unas marcas y otros, otras, pero solo los niños, obviamente, explicaban lo que se suponía que habían creado: para algunos, un pastel; para otros, una carretera, etc. No obstante, según se observó en el posterior análisis de las imágenes, los gestos «técnicos» que ambos grupos hicieron eran, en sí, los mismos. Así, el autor concluía que el componente sensorial-motor es absolutamente idéntico en humanos y otros primates. En lo único que difiere es en la longitud de las secuencias de acciones y en el posible simbolismo asociado a ellas (Reynolds, 1995).

Continuando con los componentes tecnológicos de Wynn, el siguiente sería el asociativo, que representaría la capacidad de asociar una secuencia de acciones a la resolución de un problema. Por último, el componente planificador, que es el ajuste de las cadenas comportamentales a una tarea específica. Según el autor, existen dos tipos de planificación: el ensayo-

error y la contingencia. El ensayo-error supone ir ajustando la conducta tras el acierto o el error, lo que convierte a este tipo de planificación en irreversible. Por el contrario, la contingencia supone un ajuste mental, una previsión del encadenamiento de acciones previo a la puesta en práctica, lo cual le confiere un carácter de reversibilidad. Aunque normalmente los humanos utilizamos ambos tipos de planificación, es muy posible que sea la contingente la que realmente nos diferencie del comportamiento tecnológico de cualquier otro género, si es que es necesario buscar tal frontera.

Pero no solo en la contingencia descansaría nuestra esencia tecnológica, sino también en lo que Reynolds llamó la cooperación heterotécnica. En su teoría de la complementación (Reynolds, 1995), el autor defiende que existen dos tipos de cooperación: la simétrica y la heterotécnica. Supongamos que nos reunimos cinco personas en el campo para prender una barbacoa en la que asar unas chuletas. Podemos optar por dos tipos de conducta: o bien vamos todos a buscar ramas, todos contribuimos a prender la madera y todos nos ponemos a preparar las chuletas, o bien nos dividimos las tareas: mientras unos van a buscar leña, otro va organizando la hoguera y un tercero comienza a poner sal en las chuletas. La primera conducta sería la cooperación simétrica y la segunda, la heterotécnica. La primera es típica de cualquier especie tecnóloga; la segunda, exclusivamente humana.

7

El simbolismo prehistórico

Después de haber elegido el lugar de la fosa, el chamán, que es la madre de la joven, ejecuta una serie de gestos rituales y declara: «Aquí está la villa de la Muerte; aquí está la casa ceremonial de la Muerte; este es el útero. Voy a abrir la casa. Está cerrada y yo voy a abrirla». Después dice: «La casa está abierta». Indica a los hombres el lugar donde debe abrirse la fosa y se retira. La muerta está envuelta en un lienzo blanco, que su padre cose. Durante todo este tiempo la madre y la abuela susurran lentamente una canción, casi sin palabras. En el fondo de la tumba meten pequeñas piedras verdes, moluscos y la concha de un gasterópodo. Seguidamente, la chamán intenta inútilmente levantar el cuerpo, simulando que es muy pesado. Solamente al noveno intento lo conseguirá. El cuerpo es depositado con la cabeza hacia el este y se cierra la casa; es decir, se llena la fosa. Siguen otros movimientos rituales alrededor de la tumba y, finalmente, todos se retiran. La ceremonia ha durado dos horas. Un arqueólogo del futuro encontrará simplemente el esqueleto de una joven en una fosa, con la cara mirando hacia el este y con piedras y conchas en el fondo de la tumba. Los ritos y, sobre todo, la ideología religiosa no serán recuperables cuando únicamente queden los restos.

REICHEL-DOLMANOFF, 1966

Enterramiento de una joven india kogi de Sierra Nevada

El simbolismo es la representación de creencias, conceptos o sucesos, a través de una serie de elementos sensorialmente perceptibles de una realidad, en virtud de rasgos que se asocian con esta por una convención socialmente aceptada (según la definición de la RAE). A esta serie de elementos convencionales los llamamos símbolos. Es decir, el simbolismo es una representación de algo realizada mediante un código aceptado por la comunidad. Por tanto, el lenguaje, ya tratado anteriormente, es una de las más claras formas de simbolismo que existen. De entrada, porque se utiliza para representar y expresar representaciones (del mundo, de uno mismo, de

cualquier cosa); en segundo lugar, porque lo hace a través de un sistema de símbolos (letras, por ejemplo), cuyo uso y combinación responden a una convención socialmente aceptada.

Pero, aparte del lenguaje, existen otros sistemas simbólicos, todos los cuales implican una enorme complejidad cognitiva. Así, el arte, los ritos y creencias, la ornamentación, la música, el juego, la magia, la filosofía y la ciencia, etc. Sin embargo, en el estudio de la evolución humana solo nos es posible rastrear algunas de las expresiones de estos sistemas, como son las primeras representaciones artísticas, las más antiguas evidencias de ornamentación y las muestras más tempranas de tratamiento funerario. Este epígrafe está dedicado a estas evidencias y a la reflexión sobre las implicaciones sociales, culturales y cognitivas que se desprenden de ellas.

¿Arte prehistórico?

Comencemos por el arte, cuya definición, como es sabido, es harto difícil. Sin entrar en más detalle, creo útil que nos quedemos con que el arte es una representación de algo en la que se ha puesto especial atención en la forma, independientemente de que esta representación tenga o no una utilidad económica, subsistencial o social. Artístico sería, por tanto, aquel producto en el que la concepción y percepción estética trasciende a la funcional, si la tiene, al margen de lo que cada época y ser humano entienda por «estético». En este sentido, todos reconocemos que las obras de Kandinski, Dickens, Stravinsky y Fideas, por ejemplo, pertenecen al ámbito artístico, independientemente de que nos resulten o no estéticas, e igualmente independiente de que debamos reconocer que tales obras supusieron en su momento un paso adelante en la percepción estética y sensibilización social de las comunidades en que se dieron. Por tanto, a veces es extremadamente difícil separar el ámbito artístico del funcional, como lo es a veces el científico del social, y por eso el acento de los rasgos que las diferencien debe seguir estando en la *manera* en la que se elaboran estos productos, correspondiendo el cuidado de la forma al ámbito artístico.

Pero, entonces, si el simbolismo es la representación de algo a través de unos símbolos que se asocian a tal representación por convención social, ¿es necesariamente el arte un sistema simbólico? Pues no. Efectivamente, solo cuando la obra de arte incluye elementos que pretenden informar al espectador sobre algo que no está explícito en las formas, el objeto artístico entra también en el ámbito simbólico: si yo soy una buena dibujante y represento exactamente la fisonomía de quien tengo delante, estoy representando lo que veo, sin que exista más profundidad en ello que la meramente decorativa. Por el contrario, una escultura como *El pensador* de Rodin puede ser simbólica desde el momento en que la figura está concebida como la abstracción y síntesis representativa de unos rasgos, gestos y posturas que asociamos a la reflexión, la introversión y la meditación. Las tallas de madera de vírgenes medievales pretenden representar el hieratismo y la magnificencia de la divinidad, por lo que deben ser tomadas como objetos simbólicos. Lo paradójico del asunto es que, si los artistas del momento representaron a las vírgenes de esa manera porque no sabían conferirle ni humanidad ni movimiento, entonces tales tallas no pertenecerían a un sistema simbólico. Por tanto, cuando no contamos con todos los detalles acerca de la obra de arte en cuestión, no podemos saber si entra o no en el ámbito simbólico.

Esto es importante en lo que concierne al pasado. Indudablemente, las pinturas de Altamira, entre tantas, son una obra de arte. Lo sabemos porque es evidente que la energía y el trabajo de la obra se pusieron al servicio del trazo y de la coloración, así como de la concepción escultórica y espacial, y que estos esfuerzos se llevaron a cabo con gran maestría. Ahora bien, si los bisontes de los paneles de Altamira son reflejo de una realidad estricta y fidedigna, como el panorama que pudieron ver en un día soleado los ocupantes de la cueva, nos quedaríamos en que constituye una obra artística. Por el contrario, si tales animales representaran al clan, o hubieran sido pintados para propiciar una buena partida de caza, o con objeto de alabar la fertilidad de la tierra, inmediatamente adquirirían un sentido simbólico. El primer caso sería reflejo de la autoconciencia del grupo, el colectivo de personas que se vive como una identidad para sus miembros; el segundo, corresponde a la llamada por James Frazer magia simpatética —

en su gran obra de 1922, *La rama dorada*—, la cual se basa en el concepto básico, pero falso, de que lo semejante «llama» a lo semejante. Así, el mero hecho de que yo dibuje aquello que pretendo obtener es garantía para obtenerlo. El último caso, el de la fertilidad, implica una concepción cosmogónica por parte del ser humano, quien organiza una explicación del mundo que le rodea y de sí mismo. Todas ellas suponen un nivel de abstracción extraordinario, al parecer solo permitido por sistemas cognitivos complejos como el nuestro.

El problema es que, a falta de un conocimiento sobre la supuesta carga simbólica de tales representaciones, tan solo podemos garantizar la carga artística y decorativa de las expresiones. Solo cuando van acompañadas de signos no figurativos —que se repitieron constantemente durante miles de años en otros paneles de la misma cueva y de otras, distribuidas a lo largo de entornos geográficos enormes—, o cuando se distribuyen en el espacio parietal bajo determinadas pautas regulares; solo en esos casos o similares podemos confirmar que las artísticas pinturas prehistóricas figurativas pertenecen también a un ámbito simbólico. En realidad, esto tan solo supone reconocer que existió un sistema simbólico en tales manifestaciones, pero nunca podremos conocer el código, la «traducción» de tal sistema: como buen código, necesita de un diccionario donde se defina el valor de cada símbolo. Cuando se pierde la memoria de tales convenciones, el sistema simbólico se cierra a nuestra comprensión. El problema es extremadamente complejo y atañe de diferente forma y alcance a las diversas manifestaciones artísticas prehistóricas.

Arte y decoración

Toda esta introducción ha sido necesaria para abordar con cierto poso reflexivo el tema de las primeras representaciones artísticas conocidas. Dejamos atrás las pinturas de Altamira, y nos vamos mucho más atrás en el tiempo, al Pleistoceno medio, porque en este apartado trataremos sobre las evidencias artísticas más antiguas o aquellas correspondientes a especies fósiles, dejando de lado las posteriores, las del Paleolítico superior europeo, la Late Stone Age africana y las culturas homólogas a estas en el resto del

planeta: la explosión artística y cultural llevada a cabo por *Homo sapiens*, ocurrida en esos momentos tardíos del Pleistoceno e incluso Holoceno es bien conocida y ha sido profusamente tratada en la literatura científica y divulgativa.

En 1981 se descubría en el yacimiento israelí de Berekhat Ram una figurita de 3,5 centímetros de longitud en roca volcánica que representaba a grandes rasgos a una mujer (Goren-Inbar 1986; Goren-Inbar, 1995) (fig. 7.1). Al hecho de que el material es tosco y rugoso, se unía que la modificación de la roca es muy somera: se había realizado a través de escasos trazos, incisiones y abrasiones, los cuales no parecían marcar más que ciertos relieves del cuello, hombros, brazos y «peana», aprovechando los relieves naturales de la roca (D'Errico y Nowell, 2000; Marshack, 1997). A ello se sumaba el hecho de que no se habían reconocido expresiones figurativas arqueológicas hasta mucho más tarde, en el Paleolítico superior, todo lo cual indujo a que muchos investigadores negaran la naturaleza antrópica de la figura, intentando explicarla a través de procesos naturales de erosión. No obstante, tras varios años de intenso debate y análisis de las superficies modificadas, se confirma que se trata, en efecto, de una figura de factura humana. La ya denominada Venus de Berekhat Ram reposaba en un estrato cuya antigüedad está entre 230.000 y 470.000 años (Feraud *et al*., 1983), sin que por ahora pueda afinarse más en su cronología, en asociación con un conjunto de industria lítica de bifaces, hendedores y otros instrumentos achelenses (Goren-Inbar, 1985).

En 1999, el arqueólogo alemán Lutz Fiedler descubrió otra figura de unos 6 cm de longitud en los depósitos de terrazas de un río marroquí cercano a la población de Tan Tan. Estos depósitos tienen una antigüedad de entre 300.000 y 500.000 años, sin que, como en el caso de Berekhat Ram, pueda afinarse más en su cronología. Como aquella, la Venus de Tan Tan representa igualmente a una mujer, aunque en este caso la factura humana es más evidente, dada la profundidad y longitud de los trazos e incisiones, los cuales fueron realizados para resaltar las líneas internas de brazos, piernas, abdomen y cuello (Bednarik, 2003b).



FIGURA 7.1. La llamada Venus de Berekhat Ram, Israel. (Cortesía de A. Marshack.)

El descubrimiento de ambas figuras, Tan Tan y Berekhat Ram, y especialmente los análisis que permitieron confirmar su factura humana, supusieron algo así como una «revolución» en el ámbito arqueológico, y el consecuente derribo del antiguo paradigma según el cual no existió en especies humanas anteriores a la nuestra la capacidad cognitiva compleja necesaria para la manifestación artística, lo cual, por otra parte, no sería necesariamente cierto, dado que la ausencia de expresión artística puede ser fruto de condicionantes culturales e históricos, no cognitivos.

Ahora bien, si el componente estético-artístico de las venus del Pleistoceno medio es evidente, se impone ahora cuestionarnos si contienen igualmente un componente simbólico. No lo sabemos. De hecho, podrían ser meros objetos decorativos, fruto de mentes con una clara inclinación artística, que quisieron reproducir en piedra los rasgos generales de una mujer cercana, por el mero hecho de crear algo estético con sus manos, más allá de los bonitos instrumentos líticos que quizá también sabían hacer. Pero igualmente es muy posible que quienes las hicieron quisieran representar algo en sus creaciones: quizá, el valor de la fertilidad o la representación de

una mujer apreciada, querida, para llevarla con ellos/ellas en sus trasiegos cotidianos, como quien lleva la foto del ser amado y por ello se siente más cerca de él (recordemos el concepto de magia simpatética: lo similar se asocia a lo similar), o, a lo mejor, como amuleto. O todo junto. En todos los casos, como en muchos otros, nos encontraríamos ante una figura simbólica, porque fueron proyectados en ellas atributos de la naturaleza o de una persona en concreto. La verdad es que el pequeño tamaño de ambas figuras las hace muy aptas para el transporte constante, lo cual podría ser un argumento a favor de esta hipotética carga simbólica.

No volvemos a encontrar más muestras claras de representaciones figurativas en ningún continente hasta hace menos de 30.000 años. Pero sí se acumulan cada vez más evidencias de expresiones no figurativas, como líneas, cruces, cúpulas, etc., las cuales, de nuevo, pueden ser meras manifestaciones decorativas. Si la característica de las manifestaciones figurativas es que podemos decir con seguridad que pertenecen al ámbito artístico-decorativo, no podemos certificar lo mismo del simbólico, en las no figurativas ocurre que solo podremos certificar su valor simbólico cuando se han desechado todas las posibilidades de que tales manifestaciones hayan sido meramente decorativas, o producidas accidental o involuntariamente. Obviamente, ello resulta imposible, si no en los últimos casos, sí en el primero.

La mayor parte de todas las evidencias artísticas y decorativas han sido estudiadas por los arqueólogos Alexander Marshack (Marshack, 1996; Marshack, 1997) y Robert Bednarik (Bednarik, 2001; Bednarik, 2003a). Ambos investigadores han dedicado toda su labor a la búsqueda entusiasta de las más antiguas expresiones artísticas en la evolución humana. Para Bednarik, existen varios tipos básicos de evidencias artísticas, aparte de las venus ya mencionadas: líneas y cruces en las superficies de huesos y piedras, cúpulas u oquedades en las superficies de cantos o paredes rocosas, instrumentos líticos con peculiaridades decorativas y ornamentos (cuentas, collares, pigmentos y objetos naturales exóticos).

Las muestras más antiguas de líneas grabadas en las superficies de huesos y marfil las constituyen los ejemplares del yacimiento alemán de Bilzingsleben. Este yacimiento se sitúa en el Pleistoceno medio, en torno a

los 400.000 años. Se trata de piezas con una serie de líneas de factura humana confirmada y con unas dimensiones y distribución muy regulares, lo cual pone en duda su posible origen accidental (Mania y Mania, 1988) (fig. 7.2). Mucho más modernos, entre 160.000 y 80.000 años, son los huesos grabados del también yacimiento alemán de Oldisleben, destacando especialmente la figura de lo que puede interpretarse como un antropomorfo esquemático sobre un fragmento óseo de grandes dimensiones (Bednarik en prensa). De una cronología similar podrían ser los huesos grabados con profundas incisiones del yacimiento de Prolom 2 (Crimea, Ucrania) y las marcas sobre un fragmento de marfil del yacimiento alemán del Pleistoceno medio de Wyhlen. Les siguen en antigüedad los motivos y muescas grabados sobre huesos de los yacimientos musterienses de La Quina, Abri Suard y La Ferrassie (Francia), Cueva Morín y Lezetxiki (España), Bacho Kiro (Bulgaria) y Tagliente (Italia). Huesos con serrados o muescas, aparentemente no funcionales, han sido descubiertos también en los yacimientos africanos de Klasies River Mouth y Border Cave (Sudáfrica) y en Apollo 11 Cave (Namibia), todos ellos con cronologías correspondientes a la llamada Middle Stone Age africana, *grosso modo* entre 150.000 y 40.000 años.

Sobre piedra tenemos los casos de las piedras grabadas con líneas de la cueva de Terra Amata (Francia), datada en torno a los 400.000 años, y las dos placas ferrosas con grabados de líneas paralelas de la cueva de Wonderwork (Sudáfrica), presumiblemente con una antigüedad de entre 420.000 y 260.000 años. Cronológicamente hablando, les siguen el canto de hematites con estrías del yacimiento achelense de Beçov (República Checa), los dos fragmentos de ocre con grabados geométricos de la cueva de Blombos (Sudáfrica), con una antigüedad que podría superar los 70.000 años, y los grabados lineales del yacimiento de Quneitra (Altos del Golán), con cerca de 50.000 años. De similar cronología sería la placa de esquisto grabada con más de 43 líneas paralelas de la cueva de Temnata (Bulgaria).

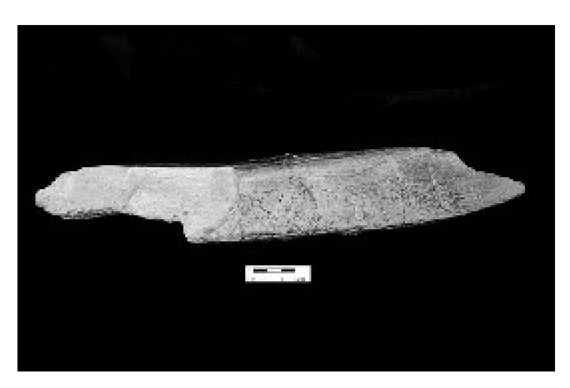


FIGURA 7.2. Fragmento de hueso con incisiones grabadas, del yacimiento alemán de Bilzingsleben. (Foto: M. Mosquera.)

Por su parte, las cúpulas son pequeñas oquedades en las superficies de cantos o, más comúnmente, en las paredes rocosas de abrigos y cuevas. Los estudios de Bednarik le han llevado a concluir que se trata de evidencias de incontestable factura humana y no accidental, lo cual no es ampliamente aceptado por la comunidad científica. El autor opina que son bastante abundantes durante el Pleistoceno de Sudamérica, Australia, Asia, África y Europa. Los ejemplares más antiguos corresponderían a los yacimientos achelenses de Auditorium Cave y Daraki-Chattan, ambos en la India. El primer caso se compone de diez cúpulas y una línea meandriforme, mientras el segundo está formado por un conjunto de treinta cúpulas y tres líneas rectas, todos ellos grabados en las paredes rocosas de ambas cuevas. Lo interesante de sendos casos es que ambos conjuntos parietales se encontraban enterrados bajo estratos tecnológicamente achelenses, aunque sin determinación cronológica (Bednarik, 1994; Bednarik *et al*., 2005).

Todos los demás casos de cúpulas serían mucho más modernos, del Pleistoceno superior final e incluso Holoceno, a excepción de la placa hallada en 1921 durante la excavación de uno de los ocho enterramientos neandertales de La Ferrassie (Francia), de los que hablaremos posteriormente. Se trata de una gran placa de arenisca de unos 50 cm de longitud por 35 de anchura, con 18 cúpulas, situándose 16 de ellas emparejadas. La placa fue depositada en la tumba de un niño neandertal (Peyrony, 1934). La cronología de los enterramientos de La Ferrasie es incierta, situándose entre 40.000 y 70.000 años. Naturalmente, es imposible descifrar si estas cúpulas y líneas grabadas sobre huesos y piedras tuvieron

un significado simbólico o fueron reflejo de las primeras inquietudes decorativas de la mente de unos homínidos que, de cualquier forma y en ambos casos, poseían una complejidad cognitiva notable.

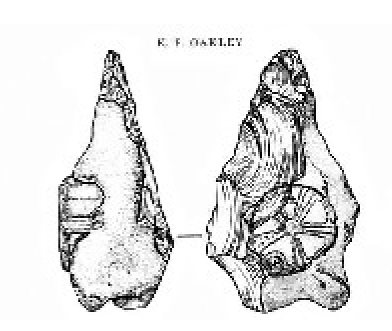


FIGURA 7.3. Bifaz achelense del yacimiento inglés de Swanscombe (según K. P. Oakley, 1952).

Un interés por la decoración es totalmente patente en unos pocos casos de instrumentos líticos con ciertas peculiaridades estéticas, más allá de la maestría en la regularidad, simetría y forma de algunas herramientas. Los casos más antiguos son los de dos bifaces de los yacimientos ingleses de Swanscombe y West Tofts, elaborados sobre un tipo de sílex que contiene de modo natural algunos fósiles del Cretácico superior. Lo interesante es que ambos bifaces se configuraron alrededor de uno de estos fósiles, cuidando en su factura de no romperlo y de mantenerlo en el centro de una de las caras del útil (fig. 7.3). El bifaz de Swanscombe (Oakley, 1952) puede alcanzar los 400.000 años de antigüedad, mientras que el de West Tofts es considerablemente más moderno, en torno a los 100.000 años. Similar a ambos, pero con una mancha oscura circular en lugar de un fósil, tenemos el caso del bifaz del yacimiento francés de Cys-le-Commune, cuya cronología puede situarse entre 115.000 y 125.000 años. En torno a los 100.000 años contamos con un instrumento retocado de la cueva israelí de Qafzeh que muestra varias docenas de líneas paralelas incisas sobre su superficie cortical.

Ornamentos prehistóricos

En cuanto a la ornamentación, el tema se diversifica considerablemente: a las cuentas y colgantes tienen que sumarse elementos como los pigmentos, los cuales —aunque sean hallados en yacimientos correspondientes a épocas en las que no hay constancia de pinturas murales o sobre objetos muebles— pudieron servir para decorar cueros y pieles, incluida la humana.

La presencia en las excavaciones arqueológicas de pigmentos naturales, como hematites y minerales de ocre, no es necesariamente indicativa de su pertenencia a los restos de la ocupación. En la mayor parte de las ocasiones estos minerales llegan a ella de manera natural, arrastrados por el agua o por el sedimento. No obstante, incluso en los casos en que se sospecha que fueron introducidos de manera intencional, es altamente improbable que podamos asegurar que tuvieran un uso destinado a la decoración o a la ornamentación: aunque difícil debido a las limitaciones de su conservación, es posible encontrar objetos con restos de pigmentos, pero es imposible encontrar las huellas del uso de pigmentos para la ornamentación personal.

Fragmentos de ocre fueron hallados en todos los niveles achelenses de la cueva de Wonderwork (Sudáfrica), datados entre 420.000 y 260.000 años de edad. De menor antigüedad pero más llamativo es el caso de los cinco kilogramos de peso que reunían las setenta piezas de ocre del yacimiento GnJh-15 de la Formación Kapthurin (Kenia), con 285.000 años de antigüedad (McBrearty, 2001), aunque no queda claro el posible uso de tal cantidad de pigmento potencial. También son destacables los más de trescientos fragmentos de pigmentos variados —entre los que se encuentran hematites, limonita, ocre y dióxido de manganeso— de Twin Rivers (Zambia), con una edad entre 270.000 y 170.000 años, algunos de los cuales presentan señales de pulido (Barham, 2002). Ocre ha sido igualmente hallado en las cavidades de Bambata y Pomongwe (Zimbabue), con unos 125.000 años de antigüedad. Finalmente, contamos con los dos fragmentos de ocre con grabados geométricos procedentes de la cueva de Blombos (Sudáfrica), de más de 70.000 años de antigüedad (D' Errico *et al*., 2001).

En principio, no ha sido hallado ningún objeto pintado en épocas tan antiguas, a excepción de los posibles restos de pigmentación roja hallada sobre la superficie de la Venus marroquí de Tan Tan, con una edad indefinida entre 300.000 y 500.000 años. En Eurasia, la presencia de pigmentos es mucho más tardía, correspondiendo a algunos ejemplares hallados en los enterramientos neandertales de La Chapelle-aux-Saints (*c*. 50.000 años) y La Ferrassie (entre 70.000 y 40.000 años) (Francia) y a los enterramientos de humanos anatómicamente modernos de Qafzeh (*c*. 100.000 años) (Israel).

Las cuentas y colgantes contienen una indiscutible función ornamental, además de la información social que pueden llevar asociada, en términos de estatus, clan, etc. Además, la intencionalidad de su existencia es igualmente indudable, una vez confirmada la autoría humana de las perforaciones que los definen. Según Robert Bednarik, las cuentas y los colgantes son los objetos artísticos más definitorios de una complejidad simbólica en la comunidad en que se den, ya que no pueden existir por sí mismos, aislados de una tradición, de un soporte cultural y social que les dé sentido.

Contamos con frecuentes casos de perforaciones naturales sobre concha o hueso, que pueden ser hechas por microorganismos, gasterópodos e incluso por los caninos de ciertos carnívoros. Estas perforaciones naturales pueden ser fácilmente identificadas al microscópico y diferenciadas de aquellas intencionales realizadas por los humanos. No obstante, el que una concha presente una perforación natural no invalida que haya podido ser utilizada igualmente como colgante, pese a lo cual nos centraremos en este apartado en los ejemplares más antiguos de segura factura humana, hallados en yacimientos arqueológicos del Pleistoceno medio e inicios del Pleistoceno superior.

Así, destacan por su antigüedad el diente de lobo y el fragmento de hueso perforados del yacimiento austriaco de Repolusthöhle, que aparentemente cuenta con unos 300.000 años de edad. Algo más modernos son los tres fragmentos de huevos de avestruz perforados del yacimiento libio de Wadi el Adjal, cuyas fechas de uranio-torio arrojan una antigüedad de 200.000 años. Este tipo de elementos han sido también hallados en los niveles de 70.000 u 80.000 años de la cueva de Apollo 11 (Namibia). Pero

indudablemente, el yacimiento que más objetos decorativos y artísticos ha ofrecido es la cueva de Blombos (Sudáfrica) (Henshilwood *et al*., 2004), donde recientemente se hallaron cuarenta y una conchas de caracol perforadas de indudable factura humana. El yacimiento de Prolom 2 (Crimea), con una antigüedad indefinida entre 160.000 y 80.000 años, ha ofrecido también más de cien falanges perforadas, de las cuales no existen pruebas de su factura intencional. No obstante, el hecho de que todas las perforaciones se dan sobre una única especie de antílope (*Saiga tatarica*) y sobre ningún hueso de ninguna otra especie, parece apuntar a que se trata de perforaciones humanas. También de edad musteriense, aunque más tardíos, son el canino y la falange perforados de La Quina, el fragmento óseo perforado de Pech de l'Azé (Francia) y los dos caninos perforados de Bacho Kiro (Bulgaria).

Por último, queremos remarcar la existencia de un elemento decorativo muy interesante procedente del yacimiento húngaro de Tata. Se trata de un fósil de numulites con una incisión natural, al que un neandertal le practicó otra incisión, formando con ello un aspa, hace aproximadamente 100.000 años (Schwarcz y Skoflek, 1982). El objeto, pese a sus pequeñas dimensiones, ha sido considerado el primer amuleto *sensu stricto* de la prehistoria.

En este apartado pueden ser también mencionados una serie de objetos naturales que podríamos denominar «exóticos», porque no parecen tener ninguna utilidad, pero sí un aspecto notablemente llamativo, motivo por el que se supone que fueron recogidos y transportados a las ocupaciones humanas desde sus lugares naturales de origen. Muchos de estos casos pueden no ser reconocidos durante las excavaciones, como podría haber sido el caso de los seis cristales prismáticos de cuarzo del yacimiento de Singi Talav (India), atribuido al Achelense inferior (D'Errico *et al*., 1989).

Enterramientos: el simbolismo por excelencia

Sin lugar a dudas, el enterramiento es una de esas prácticas con una mayor carga social y simbólica. Enterrar a los muertos es algo familiar, porque reconocemos y comprendemos que está implicado el mismo entorno

afectivo, sea quien sea el que lo realice. Es una práctica que sugiere complejidades comprensibles sin que medie la razón, y por eso, quizá, nos resulta tan emotivo el hecho de reconocerla en un pasado remoto.

Pero ¿por qué enterramos a los muertos? El enterramiento es el intento de preservación de los cadáveres, asegurando la profilaxis y evitando la destrucción. Es decir, por una parte, aísla a la comunidad viva del foco de infección que suponen los cadáveres en descomposición, y en segundo lugar, evita que estos sean consumidos por los carroñeros o destruidos por los agentes naturales, logrando su preservación el mayor tiempo posible.

El enterramiento es la traducción material de un fenómeno mental: el reconocimiento consciente y subjetivado de la muerte como un hecho biológico natural. Supone, pues, una nítida conciencia de pérdida, de ausencia irreversible, ante la que el enterramiento cumple la condición de asegurar, si no la imposible inmortalidad, cierta forma de transmortalidad a través de la conservación del cadáver.

No todos los ritos funerarios tienen un sentido religioso. En muchos casos, se trata de ideas cosmogónicas y en otros, simplemente, del respeto a los muertos, y del intento de mantener cerca a los individuos que apreciamos en vida. Existen múltiples formas de respeto, homenaje y preservación del valor de los muertos, como el canibalismo ritual —que no es otra cosa que la transmisión por consumo de los valores o poderes de otra persona—, o rituales en los que se suspende el cadáver de los árboles, se los quema en piras funerarias, o se los envía río abajo en balsas especiales. Con el paso del tiempo pocas huellas quedarán de la mayor parte de estos rituales llevados a cabo al aire libre. De hecho, en términos arqueológicos, no hay forma de reconocer este tipo de rituales en periodos tan antiguos como el Pleistoceno, ni siquiera su propia existencia, porque no se han preservado las evidencias. Solo podrán conservarse trazas de aquellos casos en los que el ritual incluyera el enterramiento de los cuerpos o de los huesos. Por tanto, es muy probable que estemos perdiendo la mayor parte de las trazas simbólicas funerarias de la Prehistoria.

Hoy por hoy, la muestra más antigua de simbolismo mortuorio podríamos tenerla en la Sima de los Huesos de Cueva Mayor, en la Sierra de Atapuerca (Burgos). Este yacimiento constituye la colección más

completa que existe de fósiles de *Homo heidelbergensis* europeo del Pleistoceno medio, datados en unos 500.000 años de antigüedad. El registro está compuesto por los fósiles de un número mínimo de 28 individuos, hombres y mujeres, así como por los restos de más de un centenar osos y varios ejemplares de grandes félidos, zorros, mustélidos y un lobo. Es decir, todos carnívoros y omnívoros.

En 1998 se descubría un hallazgo de excepcional importancia: junto a los restos humanos de *Homo heidelbergensis* apareció un magnífico bifaz de cuarcita, único ejemplar de industria lítica del yacimiento. La importancia de tal hallazgo es enorme, dadas las demás características del registro, lo cual llevó a la publicación del conjunto como la que posiblemente sería la primera muestra de simbolismo mortuorio de la Prehistoria (Carbonell *et al*., 2003).

Para explicarlo, debemos empezar por el principio, por la pregunta básica que nos hicimos todos los arqueólogos de Atapuerca: ¿cómo y por qué llegaron tantos homínidos al fondo de la Sima de los Huesos? Iremos desgranando el enigma poco a poco. En primer lugar, la ausencia de herbívoros en el conjunto significaba que los carnívoros no fueron los responsables de la acumulación, ya que no existe ningún carnívoro especializado en la caza de homínidos. Algunos huesos presentan marcas de mordeduras de carnívoros, pero especialmente de zorros, los cuales no son capaces de acumular cuerpos del tamaño de los humanos. Por otra parte, la ausencia de herbívoros mencionada, o de cualquier otro resto de actividad de homínidos, significaba que el conjunto fósil no era producto de una ocupación humana en sentido estricto, que pudiera haberse establecido cerca de la Sima. Además, muchos de los restos de homínidos aparecieron en contacto directo, aunque no en articulación anatómica, lo que implica que llegaron a la Sima de los Huesos como cadáveres —con músculos y tendones— y no como esqueletos. Por su parte, el perfil de edad de estos homínidos muestra un claro predominio de los adultos jóvenes e individuos maduros: faltan niños y viejos, quienes están especialmente representados en los llamados perfiles atricionales, que son los que reflejan la mortandad normal de todas las sociedades, pues niños y ancianos son los individuos más débiles de cualquier comunidad animal. Tampoco se corresponden con

los perfiles catastróficos que ocurren en eventos puntuales, en los que está representada la población entera. A ello hay que sumar el hecho de que se hayan recuperado algunos de los huesos más pequeños que existen en el esqueleto humano, como son el yunque y el martillo del oído. Ello significa que la preservación de los sedimentos es magnífica, y que, por tanto, esta no es la causa de que falten niños y ancianos, cuyos huesos son más frágiles. Una estimación del perfil de sexos sobre 19 individuos nos informa de que 9 eran hombres y 11, mujeres. Por tanto, y tentativamente, la población parece igualmente representada a nivel sexual.

Así, si la acumulación de homínidos no fue producto de la acción de carnívoros; si los homínidos llegaron a la Sima en forma de cuerpos, y no de esqueletos; si la población está representada por adultos jóvenes y maduros, los individuos más resistentes de cualquier grupo, pero también los que constituyen los grupos de riesgo de sociedades cazadoras-recolectoras por su mayor aptitud para hacer frente a los peligros; si un porcentaje significativo de niños y ancianos nunca estuvo en la Sima, ya que ello no fue provocado por un problema de conservación; si existe un magnífico bifaz de cuarcita, en ausencia de cualquier otro instrumento o resto de talla, así como de cualquier otro indicio de actividad humana; si no existen tampoco herbívoros que puedan justificar una ocupación humana o una acumulación por carnívoros, *entonces* solo queda concluir que la acumulación no es natural y que el perfil de los individuos representados está desviado socio-culturalmente.

En consecuencia, se presentan dos posibilidades: o bien se trata de un evento único, como que hace unos 500.000 años una catástrofe dentro de la cueva matara a un grupo de 28 jóvenes y maduros de *Homo heidelbergensis*, o bien se trata de varios eventos en el tiempo, como que hubiera una deposición intencional de 28 cadáveres por parte de otros individuos presumiblemente del mismo grupo. Pero hemos de tener en cuenta que, como ya hemos demostrado en otros yacimientos de la Sierra de Atapuerca, los grupos de *Homo heidelbergenis* del Pleistoceno medio poseen una organización subsistencial y tecnológica bastante compleja, que

incluye la previsión, la factura de los utensilios antes de necesitarlos y el transporte de ocupación en ocupación de un equipo básico de producción de instrumentos que evite los posibles imponderables a la hora de necesitarlos.

En nuestra opinión y bajo estas circunstancias, no encontramos ninguna lógica a que estemos ante un posible accidente colectivo sucedido a 28 individuos jóvenes y adultos, durante una de sus posibles exploraciones habituales o esporádicas del territorio, y que ninguno de ellos llevara nada de estos equipos de útiles básicos mencionados, a excepción de un único bifaz. Por el contrario, adquiere un sentido claro la hipótesis alternativa, según la cual tales individuos eran lanzados a la Sima según morían, hasta formar una acumulación de casi una treintena de personas. A tal acumulación humana se sumaría la igualmente intencional deposición de un magnífico bifaz elaborado cuidadosamente, gesto que quizá quiso dejar constancia de un sentido de la identidad grupal, o quizá respondió a una muestra de respeto hacia uno de los muertos. Eso nunca lo sabremos. Pero lo que sí sabemos es que esta parece ser, hoy por hoy, la primera muestra de simbolismo mortuorio de la evolución humana (Carbonell *et al*., 2003).

Los primeros enterramientos

Sin embargo, el caso de la Sima de los Huesos no lo es de enterramientos propiamente dichos. En términos arqueológicos, para reconocer un enterramiento y distinguirlo del mero hallazgo de huesos en un paquete sedimentario, deben confluir a ser posible varias de las siguientes evidencias: restos óseos o la totalidad del esqueleto en conexión anatómica, si se trata de un enterramiento primario; presencia de una fosa, la cual estará rellenada por sedimento que variará en compactación y/o coloración respecto al circundante; posición del cadáver y, por último, presencia de ofrendas o ajuares. Las ofrendas, en principio, responden a muestras de respeto al muerto, mientras que el ajuar suele indicar un pensamiento en un mundo de ultratumba.

El primer enterramiento del que se tiene constancia parece corresponder a una mujer neandertal de unos treinta años de edad, depositada probablemente en una fosa a la entrada de la cueva de Tabún, en

Israel. Aunque no hay unanimidad en los resultados, la mayor parte de las dataciones obtenidas arrojan una edad cercana a los 100.000 años de antigüedad, llegando incluso a los 170.000 años. El cadáver fue depositado boca arriba, con la cabeza hacia el este y los pies hacia el oeste, y con cierta flexión del brazo izquierdo y de las rodillas, posición y flexiones que se repiten en los enterramientos más tardíos y que nos indican la existencia de unas creencias y rituales de los que desconocemos el significado.

Los siguientes enterramientos en el tiempo datan de una antigüedad indefinida entre 80.000 y 120.000 años. Corresponden a diez humanos modernos de la cueva de Skhul y a trece de la cueva de Qafzeh, ambas también en Israel. El conjunto de Skhul lo forman tres niños y siete adultos de ambos sexos, mientras que en el de Qafzeh solo fue posible determinar la presencia de cinco niños, un adolescente y cinco adultos. Todos ellos fueron depositados en fosas y muchos de ellos en posiciones más o menos flexionadas.

Más tardíos que estos son los enterramientos neandertales de Dederiyeh (Siria), Amud y Kebara (Israel), con edades posteriores a 75.000 años. En el caso de Dederiyeh se trata de dos niños menores de seis años. En Amud hay enterrados cinco neandertales, tres adultos y dos niños, y en Kebara, otros dos: un adulto y un bebé (fig. 7.4). También posteriores a 50.000 años son los nueve neandertales enterrados en Shanidar (Irak), entre los que se cuentan siete adultos, un niño y un bebé.

En Europa los enterramientos más antiguos corresponden a los ocho neandertales de la cueva de La Ferrassie, con una antigüedad que parece acercarse a los 70.000 años. Uno de los aspectos más interesantes de este enterramiento colectivo es la presencia de fragmentos de ocre y otros pigmentos, así como de una laja con cúpulas —tratada en el apartado anterior— en las fosas mortuorias, lo que parece apuntar a ofrendas u ornamentación. Se trata de dos individuos adultos y seis niños, algunos de ellos bebés.

Posteriores, muy probablemente en la franja entre 60.000 y 40.000 años, parecen situarse todos los demás casos, todos ellos neandertales, que incluyen los dos individuos de Le Moustier, el de La Quina, La Chapelle-aux-Saints, Le Régourdou, Le Roc-de-Marsal y Le Roche-à-Pierrot, todos

en Francia, así como los dos belgas de Spy. Finalmente, el llamado grupo del este europeo, formado por los dos enterramientos neandertales de Kiik-Koba y Staroselje (Crimea), así como el de Techik Tach (Uzbekistán). Todos ellos son niños, a excepción de un adulto en Kiik-Koba.

Como hemos visto, los ejemplos más antiguos comienzan a darse hace alrededor de 100.000 años, al comienzo del Pleistoceno superior. Muchos de ellos corresponden a neandertales y otros, a los primeros humanos anatómicamente modernos, pero lo que hoy por hoy parece claro es que se trata de una práctica que parece tener su origen en la zona del Próximo Oriente. No obstante, por ahora no tenemos suficientes datos para decidir cuál de las dos poblaciones fue artífice de su «invención», invención que permanece atemporal, como podemos comprobar en los ritos que llevamos a cabo en la actualidad.

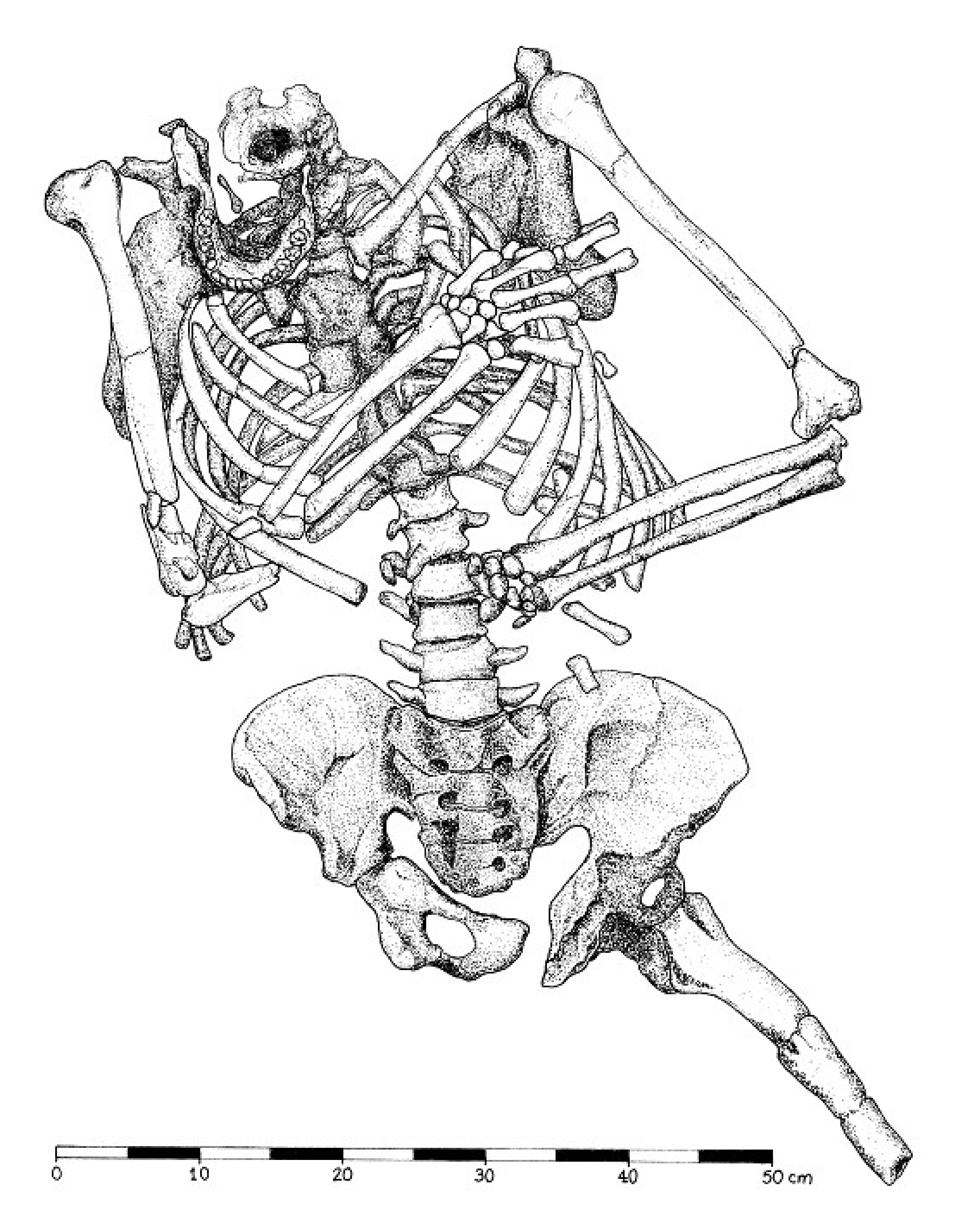


FIGURA 7.4. Enterramiento neandertal de Kebara.

Muchos son los autores que se decantan por los humanos modernos como primeros autores de tal práctica, a la que se sumaría la población neandertal de la zona, quienes la desarrollarían y difundirían entre sus comunidades de Europa antes de la expansión de los humanos modernos por el subcontinente. Estos autores suelen basarse en la complejidad

cognitiva implícita en la conocida «explosión» artística y simbólica que protagonizaron los humanos modernos en Europa durante el Paleolítico superior, expresiones cognitivas sin parangón en especies o variedades fósiles. No obstante, otros investigadores argumentan que, si bien es indudable que los humanos modernos desarrollaron una capacidad simbólica y artística inusual, ello no es mero producto de su potencial biológico, pues tal complejidad no se expresó hasta decenas de miles de años después de la aparición de nuestra especie. De hecho, nuestros ancestros más inmediatos participaron de la cultura, la tecnología y los modos de vida desarrollados por los neandertales durante más de ciento cincuenta mil años, y solo en los últimos cuarenta mil parecen haber desarrollado todas esas habilidades y capacidades tan complejas de las que somos herederos.

Al margen de este debate, no cabe duda de que todos los enterramientos que han sido descubiertos ofrecen una información de una belleza y valor incalculables, quizá porque para un humano, sea cual sea su especie, no existe nada más intenso en el plano emocional que la muerte. En todos ellos están representados los adultos, pero especialmente lo están los niños entre los neandertales, lo que parece indicar que este segmento de la población era especialmente apreciado por estas comunidades. Y, como vemos, se trata tanto de enterramientos individuales, como colectivos, a menudo en posiciones en las que domina el eje este-oeste, y flexionados en diversos grados. Desgraciadamente, la mayor parte proceden de excavaciones antiguas, realizadas durante los primeros años del siglo pasado, cuando a la novedad y fascinación que ejercía la evolución humana no se había sumado todavía un buen cuerpo metodológico de excavación, de manera que en muchos casos se perdió una información vital e irrecuperable. No obstante, son muchas las evidencias que apuntan a ritos, rituales o creencias asociadas a estos enterramientos, como las posibles ofrendas o las propias posiciones y flexiones de los cuerpos. De ello, podremos tener una cierta certeza, pero jamás alcanzaremos a conocer el significado. Una vez más, si se pierde el código de traducción, perdemos el significado en un sistema simbólico.

8

Presiones selectivas en la evolución de la mente

Los datos aportados por las neurociencias y otras disciplinas están permitiendo conocer los cambios ocurridos durante la evolución cerebral humana, pero no explican por qué ocurrieron dichos cambios. ¿Qué presiones selectivas los propiciaron? Si los caracteres derivados del cerebro humano son un reflejo del medio ancestral en el que evolucionó el género *Homo*, la reconstrucción de las condiciones de vida de nuestros antepasados durante el Pleistoceno quizá podría aportar algunas respuestas. Sin descartar la existencia de cambios cerebrales desde la invención de la agricultura, hace 10.000 años, probablemente poco significativos dado el corto tiempo transcurrido, una gran parte de la evolución cerebral que convirtió a un *Australopithecus* en *Homo sapiens* tuvo lugar como respuesta a las presiones selectivas (ecológicas, técnicas, sociales y culturales) que se dieron en los últimos 3 millones de años.

Adaptación a los cambios climáticos

Como hemos visto en el primer capítulo, el Pleistoceno, el periodo geológico en el que evolucionó el género *Homo*, se caracterizó por importantes, y a veces muy rápidas, oscilaciones climáticas. En él se dieron periodos muy secos y otros húmedos, periodos glaciales, en los que el norte de Europa y América estaban cubiertos por grandes masas de hielo, y periodos cálidos. En África, nuestro lugar de origen, las enormes selvas tropicales dejaron paso a las grandes sabanas, caracterizadas por ser espacios donde los recursos se dan dispersos y de modo irregular, tanto en el tiempo (estaciones), como en el espacio (recursos diferentes en lugares diversos) (Finlayson, 2004). Los homínidos tuvieron que adaptarse a tal

heterogeneidad y solo pudieron hacerlo a través de dos vías: una dieta capaz de recuperar energía de casi todo tipo de recursos vegetales y animales, y una cultura más compleja, enfocada entre otras cosas a la plasticidad conductual y al surgimiento y perfeccionamiento tecnológicos.

Como adaptación a este nuevo medio los homínidos pasaron a depender en forma creciente de la carne como fuente de alimento, comenzaron a fabricar herramientas para procurarse esta y formaron grupos sociales más interactivos y complejos, en los que fue aumentando la importancia de la cooperación y la comunicación, sin perder por ello los impulsos competitivos y jerárquicos propios de nuestros antepasados primates. El aumento de tamaño cerebral en los primeros *Homo*, hace más de 2 millones de años, coincide con el aumento de ingesta de carne y la construcción de los primeros instrumentos líticos. La ingesta de carne permitió el crecimiento cerebral en los primeros *Homo*, al mismo tiempo que se producía una reducción del tubo digestivo (fig. 8.1). Dicha reducción permitió utilizar más cantidad de la energía procedente de los alimentos para construir un cerebro mayor y más complejo (Aiello y Wheeler, 1995). Pero el cerebro es un órgano energéticamente caro: aunque su peso representa únicamente el 2,3 por 100 del peso total del cuerpo, consume más del 20 por 100 de la energía utilizada por el organismo. El simple hecho de comer carne no hubiera producido un aumento espectacular del tamaño cerebral si este aumento no hubiera representado una importante ventaja selectiva, que contribuyó a aumentar las posibilidades de supervivencia y de producir descendencia viable en nuestros antepasados.

La dependencia del aporte de carne fue aumentando progresivamente en las primeras especies de *Homo*. Pero, a diferencia de otros depredadores, como felinos y cánidos, los homínidos no habían evolucionado como depredadores. Estos han coevolucionado con sus presas a lo largo de millones de años, en una «carrera de armamentos» en la que cazadores y presas fueron desarrollando determinadas características que mejoraban su capacidad de supervivencia, las cuales convirtieron a los primeros en excelentes máquinas de matar, mientras que los segundos mejoraban cada vez más sus capacidades de detección de peligros potenciales, camuflaje y huida. Nuestros antepasados, por el contrario, carecían de armas naturales,

como colmillos y garras, y de la fuerza y la velocidad que la mayor parte de depredadores han ido adquiriendo gradualmente en el curso de la evolución. Para obtener alimentos, dependían de la cooperación y comunicación con sus congéneres, de la creación de utensilios, parte de los cuales podían hacer la función de las armas naturales de las que los homínidos carecían, y de una conducta flexible, con una mayor dependencia de la que cualquier otro animal había tenido hasta entonces, de la información adquirida a lo largo de la vida y, por lo tanto, de la memoria, la imaginación, la previsión y la planificación.

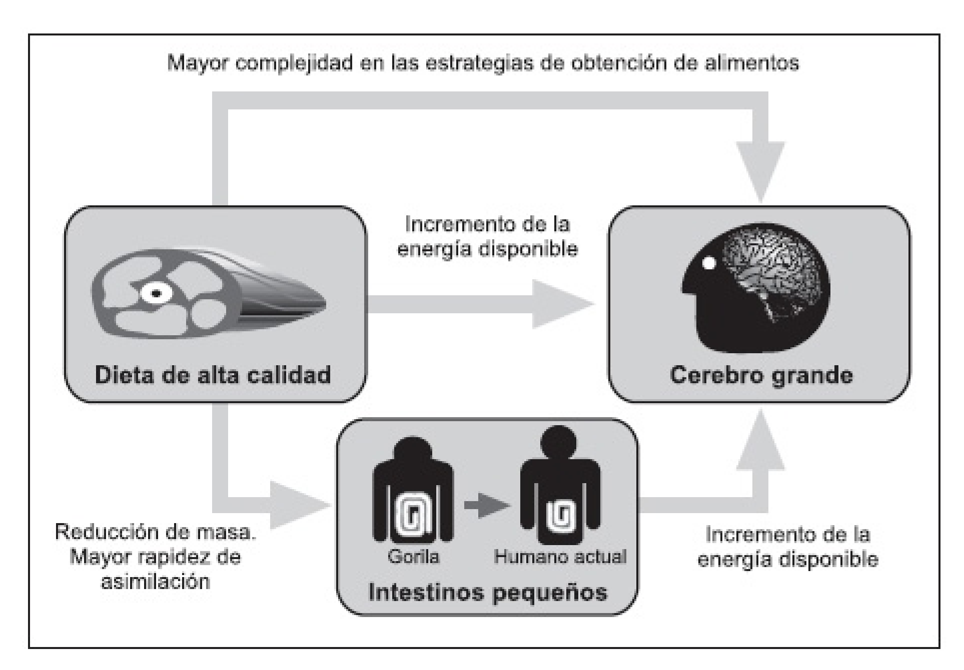


FIGURA 8.1. La hipótesis del «tejido caro» según Aiello y Wheeler (1995).

Algunos autores creen que la caza ha sido una de las principales presiones selectivas que promovieron la evolución del cerebro y mente humanos. La caza requiere el potencial intelectual necesario para la interacción social y la interpretación de la conducta de las presas potenciales. La adquisición de las técnicas de caza es difícil y requiere varios años de educación. Pudo contribuir a la habilidad técnica, al desarrollo de movimientos balísticos precisos al utilizar armas arrojadizas, a compartir experiencias y conocimientos y a fortalecer los lazos de unión entre miembros del mismo grupo (Ardrey, 1961,1976; Guthrie, 2005). Numerosos investigadores han minimizado la contribución de la caza a la

evolución cognitiva humana, muchas veces por razones que dan la impresión de ser más ideológicas que científicas, pero es difícil creer que no jugara ningún papel en esta, aunque fuera en forma indirecta (aprovisionamiento de carne, cooperación, tecnología).

La fabricación de instrumentos líticos pudo propiciar el aumento de lateralización hemisférica que se observa en el cerebro humano, así como la utilización preferente de la mano derecha, controlada por el hemisferio izquierdo, para realizar manipulaciones precisas. Como ya vimos en el capítulo correspondiente, la producción de instrumentos implica unas elaboradas capacidades de imaginación, planificación y memoria, así como la ejecución de movimientos secuenciales que llevan a la consecución del útil imaginado previamente. La dependencia de los útiles pudo promover la selección de genes relacionados con el aumento de capacidad de secuenciación motora, planificación e imaginación. Estas últimas capacidades están relacionadas con el córtex prefrontal lateral. La secuenciación motora depende de varias regiones cerebrales, entre las que se encuentran los ganglios basales, el cerebelo y diversas regiones del córtex cerebral izquierdo, como partes del córtex prefrontal y premotor y áreas corticales de las que dependen la producción y comprensión del lenguaje. En muchas de dichas regiones se produce la expresión del gen *FOXP2*, relacionado con la habilidad lingüística. Basándose en dichos datos, el neurobiólogo William Calvin propuso la hipótesis de que la construcción de instrumentos y la realización de movimientos balísticos precisos pudo haber promovido la evolución del lenguaje, constituyendo un ejemplo de lo que Darwin llamaba «cambio funcional con continuidad anatómica» (Calvin, 2004). El lenguaje utiliza secuencias de secuencias y su uso requiere una alta capacidad de memoria y aprendizaje, de asociar símbolos arbitrarios a acciones, relaciones, cualidades y objetos, mantener en la conciencia un elevado número de datos al mismo tiempo (memoria operativa) y una elevada capacidad de conceptualización e imaginación, todo ello en gran parte dependiente de los lóbulos prefrontales y su interacción con las áreas de asociación parietales y temporales. Diversos datos provenientes de la neuroanatomía, la neuroimagen y la genética

parecen apoyar la hipótesis de Calvin: si durante un largo periodo de tiempo no hubiéramos estado perfeccionando la habilidad para tallar y utilizar herramientas, tal vez nunca habríamos llegado a desarrollar el lenguaje.

Teoría de la Mente

A pesar de estos datos, algunos científicos restan importancia a la influencia de la tecnología en la evolución cerebral y cognitiva humana, y sostienen que la principal presión selectiva que contribuyó a dicha evolución fue el progresivo incremento de la complejidad social. La interacción con otros miembros del grupo y la necesidad de compartir información con ellos e influir en su conducta, pudieron constituir presiones selectivas que promovieron el desarrollo del lenguaje. Comenzaron a adquirir importancia las capacidades de detectar que otros seres humanos poseen estados mentales propios, la necesidad de inferir cuáles eran dichos estados mentales y predecir, en consecuencia, sus posibles conductas futuras (Baron-Cohen, 1995; Cosmides y Tooby, 2000). A estas capacidades se las conoce como Teoría de la Mente y parecen ser una especialización propia del ser humano, aunque los grandes simios manifiestan los precursores esenciales de dicha capacidad, si bien en forma rudimentaria. Las excavaciones realizadas en Dmanisi, Georgia, muestran que entre los *Homo georgicus*, el tamaño de cuyo cerebro oscilaba entre 650 y 780 cc, hace 1.800.000 años, se daba ya el cuidado de individuos enfermos o ancianos, prueba de que los miembros de dicha especie eran capaces de experimentar empatía hacia otros congéneres, lo que parece indicar la existencia en estos homínidos de una Teoría de la Mente incipiente.

La posesión de una Teoría de la Mente constituyó una condición indispensable para el desarrollo del lenguaje. La mejora de la capacidad lingüística amplió, a su vez, la Teoría de la Mente en nuestros antepasados. Poseer una Teoría de la Mente parece tener también relación con la función de los lóbulos prefrontales y no se manifiesta en las personas autistas (Baron-Cohen, 1995). Como hemos visto, la capacidad de cultura simbólica parece haberse ido desarrollando progresivamente en los últimos 600.000

años. Dado que no parece posible una comunicación simbólica en ausencia de una Teoría de la Mente, es muy probable que esta fuera adquiriendo su forma actual durante este periodo.

Según el sociobiólogo Richard Alexander, en algún momento de su evolución, los antepasados del ser humano experimentaron el fenómeno de la «liberación ecológica». La cooperación entre los miembros del grupo, el desarrollo del lenguaje, la Teoría de la Mente y una tecnología más eficaz hicieron de nuestros antepasados la especie ecológicamente dominante. Los depredadores y otros fenómenos naturales dejaron de ser sus principales presiones selectivas y sus propios congéneres pasaron a ser la principal fuerza hostil en la naturaleza (Alexander, 1990). Según Alexander, la competición con los miembros del propio grupo por diversos recursos, y el peligro que representaban los miembros de grupos extraños, inició una nueva «carrera de armamentos», la cual produjo una coevolución similar a la que tiene lugar entre cazadores y presas, que favoreció las capacidades cognitivas y, posiblemente, técnicas. La inteligencia social, la Teoría de la Mente, la capacidad de inferir las intenciones de los demás, la planificación y la flexibilidad conductual pudieron verse reforzadas por dicha competición intraespecífica que quizá explique, en parte, algunos de los aspectos más oscuros del ser humano. Los ejemplos de canibalismo puramente alimenticio, perpetrados con toda probabilidad por miembros ajenos al propio grupo, que se dan a lo largo del Pleistoceno en distintas especies de homínidos, y la elevada tasa de homicidio, inter e intragrupal, entre los actuales cazadores-recolectores, apoyan la hipótesis de Alexander (Ghiglieri, 2005).

La psicóloga Leda Cosmides y el antropólogo John Tooby, fundadores de la psicología evolucionista, destacan la importancia adaptativa de la narrativa y de los mitos en la evolución cognitiva humana. Los relatos pueden ser útiles para la adquisición de conocimientos, para promover estrategias ante futuros peligros y situaciones, para el conocimiento de distintos tipos de personas, para inculcar valores y conceptos e incrementar la identificación con el grupo. Los individuos que incorporasen más fácilmente dichos conocimientos tenderían a dejar más descendencia viable, promoviendo la selección de genes relacionados con las capacidades de

memoria, lenguaje e imaginación (Cosmides y Tooby, 2000). La capacidad de pensamiento simbólico implica la representación dual, es decir, la capacidad de considerar un sonido, signo u objeto, en sí mismo y como representación de otra cosa. Ello impuso al cerebro de los homínidos una carga que ningún otro animal había tenido que afrontar y que, sin duda, indujo importantes cambios en la función y conectividad neuronal. Con el uso del lenguaje tuvieron que aumentar considerablemente la memoria a largo plazo y de trabajo. Mientras que cualquier ser humano normal aprende, sin necesidad de enseñanza formal, entre 50.000 y 100.000 palabras durante la infancia, los bonobos y chimpancés más dotados logran aprender únicamente unos centenares, que expresan mediante la utilización de gestos o símbolos visuales, y ello solo tras largos periodos de entrenamiento. Dicho aumento de memoria asociado al lenguaje tuvo que traducirse sin duda en cambios genéticos que condujeron a un incremento de la conectividad y tamaño de los lóbulos prefrontales y de la neuroplasticidad. El desarrollo de la «realidad virtual», creada por la mente humana, habría acabado modificando nuestro propio genoma.

Entorno social, flexibilidad conductual y plasticidad cerebral

Lo que todos los investigadores sí parecen apoyar es que prácticamente no hay aprendizaje si no hay entorno social, y que el incremento de aquel está en función directa del incremento de este. De hecho, la explicación de ello podría estar en cierta particularidad que presentan todos los mamíferos, especialmente intensificada en el caso humano: que gran parte de su desarrollo se lleva a cabo mientras el individuo *ya* está interactuando con el entorno, ya que existe un largo periodo de desarrollo extrauterino entre su nacimiento y su total desarrollo o madurez.

Este periodo es muy largo en los primates y excepcional en el ser humano, único género que parece presentar una fase de «niñez» en su ontogenia. Todos los demás géneros y especies parecen pasar de la infancia a la madurez, pasando por la pubertad. En el caso humano, el periodo que dista entre la infancia y la pubertad se ha hecho extremadamente longevo, y a eso le llamamos niñez. Este periodo, como el de la infancia, es

extraordinariamente rico en estímulos para el individuo; ambos juntos suponen, por tanto, una «ganancia» exponencial en el potencial de aprendizaje. Por tanto, cuanto más largo sea el periodo de desarrollo extrauterino en un ámbito social, más se incrementará el potencial del aprendizaje del individuo. Los datos obtenidos del estudio de un cráneo de *Australopithecus afarensis* de tres años de edad hallado recientemente en Etiopía, sugieren que en esta especie se había iniciado ya el alargamiento de la niñez, aunque solo con la emergencia del género *Homo* se produjo un aumento significativo del periodo de dependencia y la aparición de la infancia. El que la complejidad cognitiva esté relacionada con el tiempo de desarrollo ontogenético y con el desarrollo cerebral parece demostrarse por el hecho de que el cerebro de los niños superdotados crece durante más tiempo, siendo, además, un cerebro más moldeable o flexible que el de los demás niños (Shaw *et al*., 2006).

La desventaja adaptativa de este largo periodo de inmadurez es que requiere de un constante cuidado y alimentación, pero la ventaja está en que permite al organismo en desarrollo la incorporación de una gran cantidad de conocimientos, el desarrollo de su cognición, sintonizada con el medioambiente social y natural circundante. Esta ventaja es especialmente adaptativa para los humanos, género notablemente flexible a escala ecológica, ya que somos capaces de adaptarnos a hábitats muy diferentes o que varían con cierta rapidez.

Una vida larga implica enfrentarse a un mayor número de situaciones imprevistas y experimentar un mayor número de riesgos y fluctuaciones ambientales, lo que requiere a su vez una mayor dependencia del aprendizaje para sobrevivir. La larga infancia de los miembros del género *Homo* hizo que dicho aprendizaje tuviera lugar mientras los jóvenes se encontraban bajo la protección familiar. El periodo que conocemos como adolescencia permitió un alargamiento adicional del periodo de desarrollo cerebral y más tiempo para el aprendizaje de las habilidades necesarias para un adulto. La adolescencia parece haber aparecido relativamente tarde en la evolución humana. Los datos proporcionados por los restos dentales y óseos indican que *Homo erectus*, aunque ya presentaba una infancia más prolongada que la de cualquier antropoide, no experimentaba todavía el

brote de crecimiento que caracteriza al periodo adolescente. Dicho periodo apareció probablemente durante el último millón de años. *Homo antecesor*, de hace 800.000 años, presentaba ya un periodo adolescente. También lo experimentaban los neandertales, aunque, al parecer, no tenía la misma duración que en los seres humanos modernos (Bogin B. y Holly Smith B., 2000; Bermúdez de Castro *et al*., 1999).

Desgraciadamente, no podemos saber cómo aprendían los homínidos primitivos, pero sí podemos plantearnos algunas consideraciones. En primer lugar, si el aprendizaje emulativo de los macacos japoneses les permite difundir y aprender una novedad a un ritmo del 40 por 100 de la población cada tres años, hemos de suponer que cualquier población de homínidos, fuera cual fuera su especie, al menos igualara esta tasa, si no la superara. Si a ello añadimos que, como homínidos, posiblemente participaran ya de un aprendizaje y difusión no solo emulativo, sino también imitativo, concluiremos que cualquier novedad adaptativa introducida en el grupo debió de tardar menos de seis años en transmitirse a la mayor parte de sus miembros, lo que confiere una cierta agilidad operativa a esa comunidad.

Coevolución gen-cultura

Así pues, son diversas las hipótesis que intentan explicar los rasgos cerebrales derivados que nos caracterizan como humanos. ¿Cuáles de ellas son ciertas? ¿La caza, la tecnología, la cooperación/competición entre individuos y grupos, la complejidad social, la adaptación a cambios climáticos bruscos o el desarrollo del lenguaje? Probablemente todas ellas sean ciertas, en mayor o menor grado, junto con otras, como la selección sexual, ya sugerida por el propio Darwin en 1871 en su obra *El origen del hombre*, y otros factores que todavía desconocemos, pero ninguna hipótesis, por sí sola, explica en su totalidad la evolución de la mente humana. El cerebro humano es el resultado de las adaptaciones que tuvieron lugar durante la evolución de nuestra especie y de las que la precedieron, como respuesta a los múltiples problemas y desafíos que tuvieron que afrontar durante el periodo en que tuvo lugar dicha evolución. ¿Qué tienen en común los factores antes citados? Todos ellos requirieron que en unos seres

con una inteligencia y una organización social primate, es decir, relativamente complejas, se produjeran mejoras en el procesamiento de la información, en las memorias operativa y a largo plazo, en la capacidad de imaginación y de crear posibles escenarios alternativos, en las capacidades de planificación y ejecución y en la flexibilidad de la conducta. La vida social compleja propició, además, el desarrollo de la Teoría de la Mente. Dichas capacidades están relacionadas con las funciones de áreas de asociación parietales, temporales y prefrontales y de las áreas de las que dependen el lenguaje y la secuenciación, es decir, todas aquellas regiones cerebrales que han experimentado mayores cambios en tamaño y organización durante la evolución humana. La mayor parte de genes asociados a la función cerebral, que han sido seleccionados durante la evolución del género *Homo*, parecen tener relación con el aumento del tamaño cerebral y con la plasticidad y función sinápticas, permitiendo que las neuronas humanas pertenecientes a áreas cerebrales relacionadas con funciones cognitivas complejas retuvieran características juveniles en la edad adulta, mejorando las capacidades de aprendizaje, memoria y procesamiento de la información. En la evolución de la mayor parte de los vertebrados se han seleccionado genes relacionados con las funciones cerebrales límbicas e hipotalámicas, es decir, con la supervivencia y propagación genética. En los seres humanos, la selección de genes asociados a la actividad y anatomía cerebral parece haber recaído mayoritariamente sobre aquellos relacionados, en forma indirecta, con la generación y transmisión de ideas y conocimientos, lo que permitió, en última instancia, el desarrollo de la cultura simbólica.

En efecto, sin negar la importancia para nuestra conducta de las pulsiones, emociones, necesidades y propensiones que constituyen nuestra memoria filogenética, una porción considerable de la información imprescindible para un desarrollo cerebral y conductual normales, proviene en nuestra especie de la información simbólica procedente del medio social. Una gran parte del desarrollo cognitivo humano se produce mediante la socialización del conocimiento. Solo mediante ello ha logrado el ser humano alcanzar su elevada inteligencia. Somos humanos gracias a nuestro

excepcional cerebro y a la comunicación entre múltiples cerebros mediante la cultura simbólica. La coevolución gen-cerebro-cultura se repite en cada uno de nosotros durante nuestro desarrollo individual.

La hipótesis de una coevolución entre genes, cerebro y cultura fue desarrollada por E. O. Wilson y C. Lumsden a principios de los años ochenta del siglo pasado (Wilson y Lumsden, 1981, 1983). El desarrollo progresivo de la tecnología y de la inteligencia operativa dieron lugar al lenguaje, tal como lo conocemos, y a la cultura simbólica, entendida como la creación, transmisión social intencional y acumulación de información compleja, como ideas, creencias y conocimientos. La evolución de la cultura estuvo condicionada por la historia genética de nuestros antepasados, no solo por la capacidad y limitaciones cognitivas de distintas especies de homínidos, sino también por sus pulsiones, emociones, necesidades, capacidad de percepción y propensión a aprender con mayor facilidad unas cosas que otras, moldeado todo ello por el pasado evolutivo.

Cuando lenguaje, cultura y tecnología alcanzaron un determinado nivel de complejidad, pudo iniciarse una coevolución gen-cultura, autocatalítica, que promovió la selección de genes que contribuyeron a inducir cambios en el tamaño, estructura y función cerebrales, lo que permitió la ampliación de los logros técnicos y culturales, que a su vez continuarían promoviendo la selección de determinados genes y así sucesivamente. Dicha coevolución gen-cultura pudo haber tenido lugar paralelamente en nuestros antepasados directos y en los de los neandertales. Dado que, en las sociedades preliterarias, el almacenamiento y transmisión de la cultura dependían exclusivamente de la capacidad cerebral individual, es probable que se produjera una fuerte presión selectiva a favor de aquellos genes relacionados con la memoria a largo plazo, el procesamiento de la información y la transmisión de esta mediante el lenguaje.

La adaptación al nicho cognitivo

El neurólogo Raymond Adams define la inteligencia como la capacidad de comprender ideas complejas, de aprendizaje por la experiencia, de razonamiento abstracto, de establecer relaciones y analogías, de

planificación y de solución de problemas (Adams *et al*., 1997). Si aceptamos esta definición, la evolución cerebral humana ha consistido en una carrera hacia la inteligencia, carrera que prosiguió por separado en dos linajes humanos, el de los antepasados de los neandertales y el de nuestros propios antepasados.

Sin negar la existencia de conductas inteligentes en diversas especies de mamíferos y algunas aves, como loros y cuervos, e incluso la existencia de protoculturas en primates no humanos, no parece exagerado afirmar que la «realidad virtual» humana no solo es diferente a la de otras especies sino mucho más rica y compleja. Complejidad social creciente, lenguaje y coevolución gen-cultura fueron probablemente decisivos en nuestra evolución cerebral, pero esta quizá no se hubiera iniciado nunca si no se hubieran producido dos hechos básicos: la dependencia de la carne y la fabricación de herramientas. Posteriormente, el lenguaje y la cultura simbólica abrieron paso a una realidad nueva. Constituyen nuevas propiedades emergentes en nuestro planeta, como lo fueron la aparición de la vida o de la capacidad de experiencia subjetiva. De esta manera, el ser humano no se adaptó a ningún nicho ecológico en particular, sino que creó su propio nicho adaptativo, el Nicho Cognitivo, el cual implicó cambios cerebrales que produjeron una espectacular mejora en la capacidad de procesar y almacenar la información, que podía ser utilizada para la formación de planes y ejecución de conductas flexibles y creativas, adaptadas a una amplia y cambiante variedad de condiciones y situaciones (Cosmides y Tooby, 2000).

Cuando una especie crea un nuevo nicho, por ejemplo el castor al construir diques que darán lugar a embalses artificiales, crea también nuevas presiones selectivas que inducen la selección de genes que no hubieran sido seleccionados en un medio distinto, los cuales promueven cambios en la morfología, la fisiología o la conducta. En el ejemplo del castor habrían producido un roedor perfectamente adaptado a la vida acuática (Holding-Smee *et al*., 2003). Por el contrario, aunque la visión estereoscópica y las manos prensiles indican una antigua adaptación al medio arbóreo, al igual que el resto de los primates, y la marcha bípeda una posterior adaptación al medio terrestre, el ser humano no ha dejado nunca

de ser un generalista que, a diferencia de otras especies, no ha desarrollado las especializaciones anatómicas que lo habrían llevado a adaptarse en forma rígida a un medio ambiente determinado. Si en alguna cosa se ha especializado nuestra especie es en la inteligencia y en la capacidad de pensamiento simbólico. Al crear el nicho cognitivo, que tal vez sería más apropiado denominar «simbólico-cultural», los antepasados del ser humano moderno crearon un nuevo entorno, constituido por el lenguaje, la cultura y la tecnología, el cual pudo dar lugar a nuevas presiones selectivas que indujeron la selección de genes que pudieron contribuir a incrementar nuestra capacidad cognitiva.

Así pues, lo que ha hecho único al ser humano es la posesión de un gran cerebro, tres veces mayor que el que correspondería a un primate de su tamaño, una conducta flexible y el extraordinario desarrollo de sus capacidades cognitivas, que superan a las de cualquier otro animal y que han permitido la aparición del lenguaje, el incremento de la capacidad de aprendizaje, memoria operativa y memoria a largo plazo, el pensamiento conceptual y la creación, transmisión social y almacenamiento de la cultura simbólica compleja. Mediante la acumulación de ideas y conocimientos y el desarrollo tecnológico que de ello se deriva, y al que contribuyó de forma importante su posición bípeda y su extraordinaria habilidad manual, el ser humano no solo se adaptó a su entorno, como cualquier otro animal, sino que, para mitigar la dureza de la selección natural, ha transformado dicho entorno hasta lo irreconocible, adaptándolo a sus propias necesidades, hasta llegar a poner en peligro a una parte considerable de la biosfera.

9

El precio de la inteligencia

Una de las mejores reliquias que tenemos del hombre primitivo es el hombre moderno.

DAVID HAMBURG

La tecnología y otros avances promovidos por la civilización no dejan de ser una nueva forma de amortiguar el impacto de la variabilidad ambiental, mediante un creciente control y modificación del entorno. Los sucesivos avances tecnológicos, desde la manufactura de herramientas y la agricultura a la revolución industrial y la informática, han contribuido a mejorar la calidad de la vida humana en múltiples aspectos. La domesticación de animales y plantas, la metalurgia, la invención de la escritura y el desarrollo de la medicina, entre otros factores, transformaron nuestras vidas haciéndolas más largas, seguras y confortables que las de nuestros antepasados cazadores-recolectores. Incluso entre aquellos de nosotros a quienes entusiasmaría la idea de un viaje en el tiempo al mundo del Pleistoceno sería difícil encontrar a alguien que estuviera dispuesto a realizarlo sin tener asegurado el billete de vuelta.

Cualquier cambio, aunque suponga una mejora, tiene también un precio y el desarrollo de la cultura y tecnología no fueron ninguna excepción. La civilización trajo también la superpoblación, la pobreza, la guerra, la amenaza nuclear, la contaminación medioambiental, la destrucción de la biosfera y el calentamiento global. ¿Es este el precio de la inteligencia? ¿O tal vez estos problemas son solo el resultado de la codicia, ignorancia, falta de previsión e insuficiente tecnología? El precio de la inteligencia proviene, sobre todo, de que esta depende de cerebros

extremadamente complejos, complejidad que los hace más vulnerables, los cuales han construido un entorno sociocultural también muy complejo y rápidamente cambiante, muy diferente de aquel en el que nuestros organismos fueron seleccionados.

La necesidad de adaptarse a dicho entorno ha conducido al *retraso genómico*, es decir, al desfase existente entre nuestro genoma, que condiciona una fisiología y psicología seleccionadas para sobrevivir en el medio en que evolucionó la especie humana, y el mundo artificial creado por la cultura, cuya acelerada evolución impide que se seleccionen las adaptaciones correspondientes, provocando en muchos seres humanos transtornos físicos y emocionales.

La complejidad cerebral desarrollada durante la evolución del género *Homo*, por otra parte, parece haber llevado a la aparición de diversas enfermedades psiquiátricas y neurodegenerativas exclusivamente humanas, como el autismo, la esquizofrenia o la enfermedad de Alzheimer. El aumento de complejidad de nuestros cerebros dio lugar, no solo a una mayor inteligencia, sino también a una mayor *vulnerabilidad cerebral*. Existen sin duda otras desventajas asociadas a la inteligencia, entre las que destaca la conciencia de la muerte. En este capítulo, sin embargo, se intenta enfatizar la contribución que la biología evolutiva puede aportar a las ciencias biomédicas, lo que ha llevado ya a la creación de una nueva disciplina, la medicina darwiniana o antropología biomédica, por lo que la vulnerabilidad cerebral y el retraso genómico serán los dos únicos temas tratados.

Vulnerabilidad cerebral

El aumento de la complejidad cerebral que tuvo lugar durante la evolución del género *Homo* puede haber sido la causa de la elevada proporción de enfermedades neurodegenerativas y psiquiátricas que sufre nuestra especie. Las enfermedades neurológicas y psiquiátricas se encuentran entre las más prevalentes en los países desarrollados y entre las causantes de un mayor coste económico y un mayor sufrimiento a pacientes y familiares.

Un cierto número de dichas enfermedades, entre ellas la enfermedad de Alzheimer, la esquizofrenia o el autismo, parecen ser exclusivas, o por lo menos mucho más frecuentes, en el ser humano. Entre los grandes simios, nuestros parientes evolutivamente más cercanos, o no se presentan o lo hacen solo en forma incompleta. Muy recientemente se ha comunicado el caso de un chimpancé que presentaba lesiones neurofibrilares y depósitos de amiloide muy similares a los que se observan en la enfermedad de Alzheimer (Rosen *et al*., 2008). Parece, por lo tanto, que los chimpancés tienen la potencialidad de desarrollar Alzheimer, aunque solo presentan la enfermedad muy excepcionalmente, mientras que un elevado porcentaje de seres humanos la desarrollan al llegar a edad avanzada. *Homo sapiens* parece ser mucho más propenso que el resto de los primates a presentar transtornos del neurodesarrollo y enfermedades neurodegenerativas. Ello sugiere que dichas enfermedades, inducidas por múltiples factores genéticos y ambientales, pueden tener relación con los cambios genéticos, estructurales y funcionales ocurridos durante la evolución cerebral humana, cuyos detalles se describen en otro capítulo de este mismo libro.

En los casos en que dichas enfermedades son frecuentes, como ocurre en la enfermedad de Alzheimer, cuya prevalencia oscila entre un 20 y un 40 por 100 entre las personas mayores de ochenta y cinco años en los países desarrollados, estas podrían ser el precio a pagar por la posesión de genes que confieren, o confirieron en el pasado, ventajas evolutivas a nuestra especie (Nesse y Williams, 1994). Las enfermedades que se manifiestan solo a edad avanzada pueden ser ejemplos de pleiotropía antagonista, en la que genes ventajosos a edades prerreproductiva y reproductiva pueden tener efectos adversos al llegar a la etapa posreproductiva. El ser humano ha experimentado un importante aumento de la longevidad, por lo que algunas enfermedades asociadas a la vejez, tales como la enfermedad de Alzheimer, podrían constituir ejemplos de pleiotropía antagonista (Bufill y Blesa, 2006). El incremento de complejidad habría hecho más vulnerable el cerebro de *Homo sapiens*, principalmente ante factores capaces de interferir con el desarrollo cerebral o asociados a la edad.

Nuestra especie presenta también varias enfermedades asociadas a microsatélites, o fragmentos de ADN constituidos por múltiples repeticiones de grupos de 2 a 5 bases o nucleótidos (adenina, timina, guanina y citosina), las cuatro bases que constituyen nuestro material genético. La mayor parte de ellas, como la ataxia de Friedreich, la corea de Huntington y otras, son exclusivamente humanas y afectan al sistema nervioso central. Dichas repeticiones de nucleótidos, la mayoría en forma de tripletes o repeticiones de tres bases, son propias de nuestra especie y se dan solo en número muy bajo en primates no humanos (Li *et al*., 1997).

El gen de la reelina, proteína relacionada con el desarrollo cerebral en el feto y la plasticidad sináptica en el adulto, cuya expresión parece haberse ido incrementando en relación directa con el grado de complejidad cerebral, presenta la expresión de tripletes repetitivos de guanina-guanina-citosina (GGC), cuyo número varía entre 4 y 13. Los alelos, o variedades del gen de la reelina, que presentan entre 12 y 13 tripletes inducen una menor expresión cerebral de la proteína en comparación con los alelos que tienen un menor número de tripletes GGC. Las personas afectas de autismo, otra enfermedad neuropsiquiátrica exclusivamente humana, presentan una proporción de alelos de 12 o 13 tripletes dos veces superior a las personas que no presentan la enfermedad, lo que sugiere que el autismo, por lo menos en parte, podría estar condicionado por una menor plasticidad sináptica en etapas tempranas de la vida (Persico *et al*., 2006).

Si los microsatélites se presentan en la región reguladora de un gen, ello conferiría a este una alta capacidad para evolucionar. En los roedores del género *Microtus*, el aumento del número de microsatélites de un gen denominado *avpr1a* condiciona importantes cambios conductuales. La especie con mayor número de microsatélites forma parejas para toda la vida, es más sociable y los machos participan en el cuidado de las crías, rasgos conductuales que no presenta la especie con menos microsatélites. El gen *avpr1a* de seres humanos y bonobos presenta múltiples microsatélites (el número de estos varía en los seres humanos), mientras que el gen del chimpancé carece de ellos. Curiosamente, los bonobos presentan una sociabilidad y aparente capacidad de empatía superiores a las del chimpancé (Hammock *et al*., 2005).

Es muy probable que muchos de los genes portadores de múltiples microsatélites estén relacionados con funciones conductuales y cognitivas y que los múltiples tripletes repetitivos encontrados en genes asociados a la función del sistema nervioso humano tengan relación con el incremento de complejidad cerebral ocurrido durante la evolución humana. Si ello es así, las enfermedades neurodegenerativas antes citadas serían parte del precio de dicha complejidad.

Esquizofrenia

La esquizofrenia es otra enfermedad exclusivamente humana que parece estar relacionada con alteraciones del desarrollo cerebral y de la plasticidad sináptica. Varios estudios coinciden en que la expresión de reelina está disminuida en el cerebro de pacientes esquizofrénicos, lo que podría inducir una disminución de la plasticidad sináptica, disminuyendo el transporte de proteínas a las sinapsis, la formación de nuevas sinapsis, la reparación sináptica, la liberación de neurotransmisores y la potenciación a largo plazo, contribuyendo todo ello a las alteraciones de percepción, memoria, aprendizaje y a la disfunción prefrontal que presentan dichos pacientes (Eastwood, 2004).

Aunque en algunos primates, como los macacos *Rhesus*, existen individuos que presentan un comportamiento de alta impulsividad, agresividad y desconfianza, que dificulta su integración en el grupo y que podría calificarse de «esquizoparanoide», la esquizofrenia, una de cuyas principales características es la alteración del pensamiento simbólico, parece ser una enfermedad exclusiva de *Homo sapiens* (Sanjuán y González, 2005). La esquizofrenia se presenta en el 1 por 100 de la población de todas las sociedades estudiadas, ya sean urbanas o agrarias, tradicionales o desarrolladas, lo que indica la existencia de un fuerte componente genético. Los factores ambientales, sin embargo, parecen influir en su forma de presentación: los síntomas de la enfermedad suelen ser más graves e incapacitantes en las sociedades urbanas (Horrobin, 2001). Dado que los esquizofrénicos tienen una menor fertilidad en casi todas las poblaciones llama la atención que no se produzca con el paso del tiempo

una disminución de la prevalencia de dicho transtorno. El que esto no ocurra sugiere la posibilidad de que algunos de los genes asociados a la enfermedad otorguen alguna ventaja a sus portadores (Sanjuán y González, 2005). ¿En qué puede consistir dicha ventaja?

Entre los primates no humanos, los individuos con niveles más bajos del neurotransmisor serotonina en sangre, y por lo tanto más ansiosos, suelen ser los primeros en detectar alimentos y peligros, por lo que una cierta tendencia a la inestabilidad emocional pudo haber sido adaptativa entre los antepasados del ser humano al haber promovido la supervivencia (Allman, 1999). Es posible que otros transtornos mentales y emocionales persistan entre la población por razones parecidas. La psicosis maníaco-depresiva, o transtorno bipolar, parece asociarse en muchos casos a una mayor creatividad, pero ello no parece que pueda aplicarse a la esquizofrenia, como tampoco otras hipótesis, como la de una mayor resistencia al dolor o a la infección por parte de estos pacientes, aunque existen algunas evidencias sugestivas de un aumento de creatividad entre parientes de esquizofrénicos (Redfield-Jamison, 1993; Sanjuán y González, 2005).

La esquizofrenia es una enfermedad dependiente, en parte, de alteraciones en el desarrollo cerebral y la plasticidad sináptica, las cuales se producirían con mayor facilidad en un cerebro como el de *Homo sapiens*, que al ser más complejo sería también más vulnerable. La enfermedad podría ser un precio a pagar por el elevado número de conexiones sinápticas y el incremento de la neuroplasticidad ocurridos durante la evolución del género *Homo*. En opinión del neurocientífico David Horrobin, la dependencia de los ácidos grasos poliinsaturados y la elevada conectividad y plasticidad sináptica humanas promovieron cambios en determinados genes, cuya disfunción podría llevar a la esquizofrenia y otras enfermedades relacionadas con alteraciones de la neuroplasticidad (Horrobin, 2001).

Los cambios dietéticos que tuvieron lugar al pasar de la caza-recolección a la agricultura, con la disminución de ingesta de proteínas y alto consumo de cereales y, sobre todo, con la dieta rica en ácidos grasos saturados y pobre en ácidos grasos omega-3, característica de los países industrializados, pudieron llevar al incremento de alteraciones de la función

de genes relacionados con el mantenimiento del equilibrio fisiológico de los lípidos de la membrana neuronal y con la conectividad sináptica, que a su vez pudieron agravar los síntomas de esquizofrenia en personas predispuestas a ella. Otros factores, como el exceso de estímulos y la falta de apoyo social, característicos de las grandes ciudades, también pudieron intervenir (Horrobin, 2001). Según Horrobin, los genes que predisponen a la esquizofrenia, a la psicosis maníaco-depresiva o a la personalidad psicopática, podrían haber sido útiles en el pasado. El transtorno bipolar parece asociarse a la creatividad. Creatividad e inventiva pueden haberse asociado a una mayor supervivencia en el pasado y a la diseminación de genes cuya disfunción podría conducir a la psicosis maníaco-depresiva.

Muchos líderes políticos y militares de la antigüedad parecen haber presentado personalidades que actualmente calificaríamos de psicopáticas. Fueron individuos dominantes, agresivos, xenófobos y con una carencia total de empatía, para quienes no presentaba el menor problema eliminar físicamente a grupos vecinos para ampliar el territorio tribal. Dado que los líderes y personajes poderosos en el pasado acostumbraban a dejar mayor descendencia, ello podría haber contribuido a mantener el conjunto de genes, todavía no identificados, que subyacen a la personalidad psicopática (Horrobin, 2001). Siempre según las hipótesis de Horrobin, en las bandas de cazadores-recolectores, cuya alimentación contenía una alta proporción de ácidos grasos poliinsaturados, es posible que muchas personas portadoras de genes asociados a la esquizofrenia desarrollaran únicamente lo que ahora calificaríamos como una personalidad extravagante o esquizotípica. Posiblemente se trataba de individuos excéntricos que, aunque no encajaran con el resto del grupo, pudieron haber tenido éxito como chamanes o líderes religiosos, gozar del respeto de los demás miembros de la tribu y dejar descendencia. Algunos de ellos quizá podrían oír voces ocasionalmente pero ello no habría sido considerado especialmente raro entre individuos a quienes no era extraño el pensamiento mágico. En época muy posterior, los profetas bíblicos fueron individuos respetados, a pesar de que muchos de ellos sufrían de lo que actualmente podríamos calificar como alucinaciones auditivas y visuales.

El que buena parte de los fundadores de religiones ocasionalmente oyeran voces, hecho que hoy en día sería considerado como un rasgo psicótico, se interpretaba como una capacidad superior de dichos individuos, a los que se consideraba capaces de comunicarse con entidades divinas. Las personalidades esquizotípicas, posiblemente portadoras de algunos de los genes relacionados con la esquizofrenia, pudieron abundar en el pasado entre conductores de pueblos y fundadores de religiones. Estos, sin embargo, podían ser personas inteligentes, eruditas, relativamente integradas socialmente y muy sensatas en muchos aspectos, que no presentaban la desestructuración de la personalidad que caracteriza a la esquizofrenia, la cual, en opinión de Horrobin, es el resultado de múltiples factores que promueven alteraciones en el balance lipídico de la membrana neuronal (Horrobin, 2001).

Las hipótesis de Horrobin no han sido demostradas y resultan tal vez excesivamente especulativas, por lo que han recibido muchas críticas. Las alteraciones de los fosfolípidos de la membrana neuronal pueden agravar los síntomas de la enfermedad pero hay numerosas evidencias de que otros factores intervienen también en esta. Por otra parte, ¿podemos estar seguros de que chamanes y fundadores de religiones eran personalidades esquizotípicas? ¿Eran los líderes políticos y militares de la antigüedad personalidades psicopáticas o simplemente reflejaban la mentalidad de su época? De hecho, el tribalismo o doble moral, una para los miembros del propio grupo y otra para los extraños, parece formar parte de la naturaleza humana y de la mayor parte de los primates no humanos (Wilson, 1975). ¿Hasta qué punto son ciertas las ideas de Horrobin? Algunas de ellas podrían ser susceptibles de demostración experimental. Otras no podrán demostrarse nunca pero proporcionan una explicación evolutiva para la alta prevalencia de ciertas psicosis. Tal vez algunos de los genes que nos confieren las cualidades más característicamente humanas también nos predisponen a la enfermedad mental.

En un libro reciente, el psiquiatra Jonathan Burns señala que existen numerosos indicios de que la causa de la esquizofrenia se encuentre en la vulnerabilidad que presentan, durante el desarrollo cerebral, las regiones promotoras de genes relacionados con el aumento de las conexiones entre el

lóbulo prefrontal y las áreas de asociación temporales y parietales, que se dio durante la evolución del género *Homo*. A este conjunto de redes neuronales que conectan las áreas de asociación frontales, temporales y parietales, Burns lo denomina «el cerebro social», aunque quizá sería mas correcto llamarlo «cerebro sociocultural», dada la implicación de dichas áreas no solo en la conducta social sino también en el lenguaje, memoria y capacidad de confección y utilización de herramientas. Dichos genes intervienen en la neurogénesis, la migración neuronal, la sinaptogénesis y la destrucción celular programada, o apoptosis, durante el desarrollo cerebral y en la plasticidad sináptica en el adulto y se expresan con mayor intensidad en las áreas de asociación cortical prefrontales y temporoparietales, donde promovieron cambios en la conectividad neuronal durante nuestra evolución en respuesta a presiones selectivas sociales y culturales. La causa de la esquizofrenia no se encontraría en la posesión de nuevos genes por parte del ser humano sino en el incremento de expresión, en nuestra especie, de genes que compartimos con otros primates. Dicho incremento de expresión habría aumentado también la vulnerabilidad de estos genes durante el desarrollo cerebral a diversos factores en gran parte todavía desconocidos. La disfunción de estos genes promovería una conectividad aberrante en las redes neuronales que constituyen el «cerebro social», alteraciones que, a su vez, harían a sus portadores vulnerables a las psicosis, sobre todo si durante su infancia y adolescencia se encuentran expuestos a factores sociales estresantes. (Burns, 2007).

Se ha relacionado también la esquizofrenia con alteraciones en la expresión de genes que intervienen en el metabolismo neuronal. La expresión de dichos genes parece haber aumentado durante la evolución del cerebro humano, especialmente en las áreas de asociación, y la disminución de su expresión, que tiene lugar en la esquizofrenia, no sería compatible con una función cerebral normal en nuestra especie (Khaitovich *et al*., 2008).

Estudios recientes sobre la función del «brain's default mode network» (varias de cuyas funciones están relacionadas con la inteligencia social) en esquizofrénicos apoyan, en parte, las hipótesis de Burns. El «default mode network» de pacientes esquizofrénicos presenta hiperactividad en ciertas áreas, como el córtex cingulado posterior, e hipoactividad en otras, como el

córtex prefrontal y el córtex cingulado anterior. Ello conduce a cambios en la conectividad y comunicación del «default mode network» con otras redes cerebrales, disfunción que puede causar la hiperactividad de otras áreas del cerebro, interfiriendo con los procesos normales del pensamiento, lo que llevaría a su vez al pensamiento delirante, alucinaciones y déficit de atención que caracterizan a estos pacientes (Garrity *et al*., 2007). El «brain's default mode network» es el conjunto de áreas cerebrales que ha experimentado mayor tendencia a la neotenia durante la evolución humana. Junto con el lóbulo prefrontal dorsolateral es la zona del cerebro que presenta una mayor neuroplasticidad. Llama por lo tanto la atención que entre los síntomas más notables de la enfermedad se encuentre la pérdida de características psicológicas neoténicas, como la pérdida de curiosidad y motivación, la disminución de flexibilidad conductual y la disminución significativa de la capacidad de aprender (Bemporad, 1991).

Enfermedad de Alzheimer y otros transtornos neurodegenerativos

La enfermedad de Alzheimer (EA) es la causa más frecuente de demencia y se caracteriza por el depósito cerebral de fragmentos de proteínas, o péptidos, anormales, como los ovillos neurofibrilares, constituidos por fragmentos de proteína tau hiperfosforilada, en el interior de las neuronas, y placas formadas por la acumulación del péptido beta-amiloide en el espacio extracelular. Ello lleva a la larga a la disfunción sináptica, la pérdida de sinapsis y finalmente a la destrucción neuronal.

Salvo en un pequeño porcentaje de casos en los que la EA es el resultado de mutaciones de unos pocos genes, todos ellos relacionados directa o indirectamente con la neuroplasticidad, se desconocen las causas de la enfermedad. La EA podría ser, más que una enfermedad, un síndrome, causado por la interacción de múltiples factores genéticos y ambientales, entre los que destacan la edad avanzada, los antecedentes de traumatismos craneales e infartos cerebrales, determinados tóxicos y el ser portadores del alelo 4 de la apolipoproteína E. Ninguno de estos factores, sin embargo, es necesario o suficiente para causar la enfermedad, que puede presentarse en

algunos casos a edad relativamente temprana y en muchas ocasiones en personas que no son portadoras del alelo ApoE4, mientras que muchas personas portadoras de esta variante genética no llegan nunca a presentarla.

Aunque no se conozcan bien todavía los factores causantes de la EA, quizá un abordaje desde el punto de vista evolucionista pueda ayudarnos, no a descubrir sus causas, sino a entender los factores que hacen al ser humano tan vulnerable a la enfermedad. En primer lugar se trata de una enfermedad relativamente frecuente, con un importante componente genético y que suele presentarse a edad avanzada, lo que sugiere la posibilidad de que la EA sea un ejemplo de *pleiotropía antagonista*. En segundo lugar, la EA parece ser más frecuente en los países desarrollados que en las sociedades tradicionales, lo que sugiere que el *retraso genómico* puede jugar un papel en la enfermedad. En tercer lugar, y esto es muy importante desde una perspectiva evolucionista, la EA es una enfermedad prácticamente exclusiva del ser humano. Un cierto porcentaje de primates no humanos y algunos carnívoros presentan depósitos de beta-amiloide a edad avanzada, pero en general en forma difusa, no en forma de placas como ocurre en nuestra especie. Hasta hace muy poco en ninguna especie, aparte de la humana, se habían encontrado ovillos neurofibrilares. Como ya se ha dicho recientemente se han encontrado tanto depósitos de amiloide como ovillos neurofibrilares en un chimpancé doméstico, de edad avanzada y que presentaba obesidad e hipercolesterolemia. Se trata, sin embargo, del único caso de EA detectado en especies animales distintas de la humana.

Puede afirmarse, por tanto, que la EA parece ser extremadamente infrecuente en animales mientras que en el ser humano es extremadamente frecuente al llegar a edad avanzada. Ello sugiere que nuestra vulnerabilidad ante los factores que conducen a la EA puede ser el resultado de determinados cambios genéticos, funcionales y estructurales que tuvieron lugar durante la evolución del cerebro humano (Bufill, 2005; Bufill y Blesa, 2006). ¿Cuáles pudieron ser dichos cambios?

Los depósitos de péptidos anormales que caracterizan a la EA coinciden casi exactamente con el «brain's default mode network», es decir, con las zonas del cerebro humano que presentan mayor actividad y plasticidad sinápticas durante la edad adulta. El precio de una mayor

actividad y plasticidad sinápticas en dichas zonas fue el aumento del metabolismo aerobio, el cual, unido al aumento de la longevidad, puede provocar el aumento del estrés oxidativo neuronal. El estrés oxidativo puede provocar cambios epigenéticos en la región promotora de genes relacionados con la plasticidad sináptica y otras funciones, como la función mitocondrial, disminuyendo la expresión de dichos genes a partir de la edad media de la vida. Dependiendo de la eficacia metabólica se produciría una gran variabilidad individual en dicha disminución de expresión. Se ha demostrado que la disminución de expresión de determinados genes relacionados con la plasticidad sináptica, como los que codifican las presenilinas o diversas proteínas que intervienen en la vía de señalización de la reelina, puede inducir depósitos de beta-amiloide y fosforilación de la proteína tau, características de la EA.

Los cambios de expresión genética que condujeron a la neotenia neuronal son imprescindibles para un correcto funcionamiento cerebral en el ser humano, pero pueden resultar dañinos al llegar a una edad avanzada, si concurren determinadas circunstancias, al incrementar el estrés oxidativo y reducir la expresión de algunos genes imprescindibles para una correcta función neuronal. La EA podría considerarse, por lo tanto, como un posible ejemplo de pleiotropía antagonista (Bufill y Blesa, 2006; Bufill *et al*., 2011).

El retraso genómico, es decir, el desfase entre nuestro genoma, seleccionado en gran parte para adaptarse a las condiciones ambientales del Pleistoceno, y el medio artificial en el que habitamos actualmente, parece jugar también un papel en la enfermedad, lo que explicaría su mayor prevalencia en países desarrollados. El incremento de enfermedades cardiovasculares que se ha producido en estos países puede contribuir a acelerar la evolución de un Alzheimer incipiente o a agravar sus síntomas. Los cambios dietéticos ocurridos en las sociedades occidentales, entre ellos el aumento de ingesta de grasas saturadas y la disminución de ácidos grasos omega-3 en la dieta, pueden inducir también la disminución de expresión de genes asociados a la plasticidad sináptica, aumentar los depósitos cerebrales

del péptido beta-amiloide e incrementar el estrés oxidativo neuronal, todo lo cual podría contribuir a propiciar la aparición de enfermedades neurodegenerativas, como la EA (Bufill y Blesa, 2006).

Demencia frontotemporal

La demencia frontotemporal tiene una prevalencia similar a la de la enfermedad de Alzheimer en personas de edad inferior a sesenta y cinco años. Produce la atrofia de los lóbulos frontales y temporales del cerebro y la alteración de comportamientos característicamente humanos, con desinhibición social y sexual, incapacidad de previsión y planificación, pérdida de la empatía y razonamiento moral y falta de control emocional. Dicho tipo de demencia se asocia a una afectación temprana, severa y, en las primeras fases, selectiva, de las neuronas fusiformes del córtex cingulado anterior. Las neuronas fusiformes, o de Von Economo, son exclusivas de seres humanos y grandes simios. Su número y tamaño es superior en *Homo sapiens*, seguido por bonobos, chimpancés, gorilas y orangutanes, en este orden. Su función, que parece tener relación con la cognición y la vida social compleja, se describe con más detalle en este mismo libro, en el capítulo sobre evolución cerebral. En algunos tipos de demencia frontotemporal, las neuronas fusiformes presentan, como en la enfermedad de Alzheimer, depósitos anormales de proteína tau.

La afectación temprana y selectiva de las neuronas fusiformes en la demencia frontotemporal es muy sugestiva de que cambios ocurridos durante la evolución cerebral humana han llevado a que el cerebro de *Homo sapiens* sea más vulnerable a determinados factores, todavía mal conocidos, capaces de promover algunas formas de degeneración neuronal (Seeley *et al*., 2006).

Las enfermedades neurodegenerativas exclusiva o predominantemente humanas podrían ser el precio del incremento de la complejidad cerebral, la inteligencia y la longevidad alcanzadas por nuestra especie. El abordaje de dichas patologías desde la perspectiva de la biología evolutiva dará lugar

sin duda a nuevas hipótesis y líneas de investigación, que ampliarán nuestros conocimientos sobre ellas y tal vez contribuirán algún día a su eventual curación.

El retraso genómico

Nuestro genoma fue seleccionado durante más de dos millones de años para adaptarse a los sucesivos entornos que se dieron durante el Pleistoceno, periodo en el que nos convertimos en humanos. En los últimos 10.000 años y especialmente en los doscientos años transcurridos desde el inicio de la revolución industrial, la inteligencia humana ha transformado el mundo con tal rapidez que nuestro genoma no ha dispuesto del tiempo necesario para adaptarse a él. Dicho fenómeno, también llamado retraso genómico, constituye la causa de numerosos transtornos y enfermedades que afectan a la humanidad actual.

La anatomía y fisiología de *Homo sapiens* presenta caracteres ancestrales, muchos de ellos compartidos con el resto de los primates, otros comunes a todos los mamíferos y algunos a todos los vertebrados, y caracteres derivados, desarrollados desde el momento en que se produjo la divergencia de las líneas evolutivas que llevarían al chimpancé y al género *Homo*, hace entre cinco y siete millones de años. Entre los caracteres derivados destacan el bipedismo, la remodelación del aparato mandibular y el aumento de tamaño y complejidad cerebral.

El cerebro y mente humanos presentan también caracteres ancestrales y derivados. La mayor parte de estos últimos aparecieron durante el Pleistoceno, en los últimos dos millones de años, y entre ellos destacan la triplicación del tamaño cerebral, especialmente del neocórtex, y los cambios funcionales y estructurales neocorticales que condujeron a las capacidades de lenguaje simbólico, pensamiento conceptual, creación, transmisión y almacenamiento de cultura, capacidad de previsión y planificación y una gran adaptabilidad y flexibilidad conductual.

A pesar de que una parte importante de nuestra conducta está regida por el razonamiento abstracto y el aprendizaje sociocultural, dependientes de la actividad neocortical, el córtex cerebral está modulado por la actividad

de diferentes centros subcorticales, como el hipotálamo, el sistema límbico y diversos núcleos del tronco cerebral. Estos centros, filogenéticamente más antiguos que el neocórtex, regulan las pulsiones y necesidades básicas, las emociones, los sentimientos y algunos aspectos de la memoria y aprendizaje. Las pulsiones, necesidades y emociones constituyen nuestra memoria filogenética, fueron seleccionadas para promover la supervivencia y reproducción e influyen poderosamente en nuestros actos y experiencias conscientes. Como cualquier otra estructura anatómica, dichos centros subcorticales presentan caracteres ancestrales, compartidos con primates y otros mamíferos, y caracteres derivados, exclusivos de nuestra especie, gran parte de los cuales fueron seleccionados durante los dos millones de años que duró el Pleistoceno, periodo en el que nuestros antepasados vivieron como forrajeadores y cazadores-recolectores y que constituye el 99 por 100 de la historia del género *Homo* y el 95 por 100 de la historia de nuestra especie.

Algunos de dichos caracteres pueden haber sido seleccionados después de la invención de la agricultura, en los últimos 10.000 años, de la misma manera que fue seleccionada la tolerancia a la lactosa por parte de los adultos en pueblos con una larga tradición ganadera o la resistencia a agentes infecciosos transmitidos por los animales domésticos. De hecho, en las poblaciones humanas, pueden producirse cambios genéticos sustanciales en cien generaciones, alrededor de unos 2.000 años (Wilson, 1975). Debe tenerse también en cuenta que el entorno influye en la expresión genética, incluida la de genes asociados a la función cerebral y conductual, por lo que la expresión de dichos genes en nuestro entorno cultural actual no puede ser idéntica a la que tenía lugar entre los cazadores-recolectores del Pleistoceno. A pesar de ello, los cambios cerebrales ocurridos en el género *Homo* desde el inicio de la agricultura no parecen ser muy importantes. No existen diferencias psicológicas significativas entre europeos y aborígenes australianos, cuyos antepasados siguieron líneas divergentes hace entre 60.000 y 40.000 años.

A pesar de nuestra capacidad de lenguaje y pensamiento abstracto, de nuestra flexibilidad conductual y de los impresionantes logros alcanzados por la cultura y la tecnología, estamos condicionados por pulsiones,

necesidades y emociones adaptadas, no al entorno actual, sino al medio ancestral en el que evolucionó la especie humana. Desde el punto de vista anatómico, fisiológico, instintivo y emocional, *Homo sapiens* sigue siendo básicamente un primate cazador-recolector, adaptado evolutivamente a la vida en grupos compuestos por un pequeño número de individuos. Si fuéramos capaces de asumir este hecho quizá llevaríamos vidas más tranquilas y saludables.

Las enfermedades de la civilización

En opinión de algunos investigadores, la transición a la agricultura se produjo cuando el aumento de densidad de población hizo muy difícil el seguir dependiendo de la caza y la recolección. Con la adopción de la agricultura se produjo una reducción del consumo de frutas y proteínas animales y los cereales pasaron a ser la principal fuente de alimentación. La disminución de la ingesta de proteínas, vitaminas y otros micronutrientes fue probablemente la causa de la disminución de estatura que tuvo lugar durante el Neolítico (Eaton *et al*., 1988, 2002).

La evidencia esquelética sugiere que los cazadores-recolectores del Paleolítico experimentaron estrés fisiológico estacional, pero no el estrés crónico y severo frecuente en las poblaciones agrícolas del Neolítico, periodo en el que la malnutrición crónica y las enfermedades infecciosas eran comunes. Los cráneos neolíticos muestran una elevada incidencia de alteraciones óseas asociadas a anemia y enfermedades infecciosas, mucho mas comunes entre los primeros agricultores que entre sus antepasados cazadores-recolectores (Strassman y Dunbar, 1999). A pesar de ello la supervivencia, y con ella la población, aumentaron durante el Neolítico, lo que indica que los agricultores presentaban mayor capacidad que sus antepasados para sobrevivir a periodos de hambre o infección (Wood *et al*., 1992).

Los cazadores-recolectores vivían en bandas relativamente pequeñas, lo que ofrecía pocas oportunidades para la propagación de microorganismos patógenos. Es difícil que entre ellos se dieran las epidemias que fueron comunes en tiempos históricos, ya que para su propagación se requieren

poblaciones numerosas y una densidad poblacional elevada. Los agricultores neolíticos, por el contrario, no solo aumentaron su población, sino que abandonaron el estilo de vida seminómada, instalándose en poblados permanentes, donde la acumulación de residuos de origen animal y humano hacían más fácil la transmisión de infecciones. La convivencia con animales domésticos incrementó el número y variedad de infecciones a las que estaban expuestos. Como contrapartida, la vida en poblados tuvo también consecuencias favorables para la salud ya que permitió almacenar alimentos y un mejor cuidado de los enfermos (Stassman y Dunbar, 1999). El paso a la agricultura parece haber aumentado las posibilidades de supervivencia, lo que condujo al aumento de la población, al precio de una peor nutrición y un mayor número de infecciones, en comparación con los miembros de las sociedades de cazadores-recolectores. A pesar del importante cambio que supuso la agricultura en la forma de vivir de nuestros antepasados, el cambio más drástico que ha experimentado la humanidad, en cuanto a estilo de vida, se ha producido en los últimos doscientos años con la llegada de la revolución industrial.

Las primeras ciudades aparecieron hace unos cinco mil años. El paso de la vida en el poblado a la vida en la ciudad supuso la transición de la vida tribal, donde todos los miembros de la comunidad se conocían, a la vida supertribal y despersonalizada (Morris, 1970). Antes de la revolución industrial, sin embargo, la mayoría de las ciudades, salvo algunas excepciones como la antigua Roma, eran muy pequeñas según los criterios actuales, y la gran mayoría de la población siguió viviendo en poblados agrícolas. Con la industrialización se produjo una emigración masiva a las ciudades y estas aumentaron rápidamente de tamaño hasta constituir las megalópolis contemporáneas.

La diferencia entre el estilo de vida de los cazadores-recolectores y el de los habitantes de una gran ciudad actual no puede ser más radical. El entorno que rodeó la evolución de nuestra especie, aunque variable, implicaba una baja densidad de población, la necesidad de realizar ejercicio físico intenso, una alimentación pobre en ácidos grasos saturados, niveles bajos de colesterol en sangre, ingesta baja de sodio y azúcares, contacto permanente con la naturaleza, cambios sociales y tecnológicos lentos y vida

en grupos relativamente igualitarios de cuyos miembros se recibía apoyo material y emocional. El estrés, representado por depredadores, enemigos o catástrofes naturales, era ocasional y se combatía desplegando una gran actividad física.

Los miembros de las actuales ciudades industriales, por el contrario, suelen verse obligados a soportar altas densidades de población, aglomeraciones, una vida sedentaria, una alimentación excesiva y rica en ácidos grasos saturados, sodio y azúcar, ambientes excesivamente ruidosos, trabajos monótonos y repetitivos, exceso de reglamentaciones, vida en sociedades altamente jerarquizadas, aislamiento del medio natural en el que transcurrió nuestra evolución, estrés emocional ante el cual ya no cabe luchar o huir y, a pesar de vivir entre multitudes, aislamiento social y emocional. Todo ello ha contribuido a la alta frecuencia de enfermedades cardiovasculares, obesidad, diabetes y transtornos emocionales, como depresión y ansiedad, que se han convertido en una epidemia en las sociedades desarrolladas (Clark Howell, 1965; Dubos, 1965; Eaton *et al*., 1988, 2002; Nesse y Williams, 1994).

Nuestra apetencia por las grasas, sal y azúcar y la tendencia a almacenar energía en forma de depósitos de grasa corporal fueron seleccionadas durante nuestra evolución, periodo en el cual dichos alimentos no abundaban y en el que no eran infrecuentes las temporadas de escasez. En palabras del antropólogo Marvin Harris, «lo único que impidió engordar a nuestros antepasados fue la falta de comida». En los países desarrollados, en los que la mayor parte de la población ya no sufre periodos de hambre, donde la alimentación contiene altos niveles de grasas, sodio y azúcar y donde en la mayor parte de los trabajos ya no es necesario el esfuerzo físico, el 75 por 100 de los fallecimientos se produce como resultado de las llamadas «enfermedades de la civilización» (Eaton *et al*., 1988).

Durante el siglo XX, gracias a los avances terapéuticos y a medidas sanitarias como la vacunación y una mayor higiene, se produjo en nuestra especie un importante aumento de la longevidad. Se ha culpado a dicho aumento de la elevada frecuencia de hipertensión, enfermedades cardiovasculares, diabetes y enfermedades degenerativas que se observa

actualmente en los países occidentales. Diversos datos sugieren, sin embargo, que la longevidad por sí misma no es la causa de la alta prevalencia de dichas enfermedades. Una proporción elevada de individuos jóvenes en los países industrializados presenta ya los primeros signos de obesidad, arteriosclerosis y otras enfermedades de la civilización, hecho que no se observa entre jóvenes pertenecientes a sociedades tradicionales. En dichas sociedades, la arteriosclerosis, hipertensión, obesidad y otras enfermedades de la civilización son prácticamente inexistentes entre personas que sobrepasan los sesenta años de edad, lo que indica que las enfermedades crónicas degenerativas no son una simple consecuencia de la edad avanzada (Eaton *et al*., 1988). La vida sedentaria, el exceso de grasas, sodio y azúcar, la exposición a diversos tóxicos y el estrés sostenido se encuentran entre los principales factores causantes de las enfermedades crónicas propias del mundo desarrollado.

La energía gastada diariamente por un cazador-recolector mediante el ejercicio físico es de 20 kcal/kg/día, mientras que el habitante promedio de una gran ciudad occidental gasta únicamente 5 kcal/kg/día, es decir, una cuarta parte. La drástica reducción del ejercicio físico que ha tenido lugar en los países industrializados puede contribuir a incrementar la incidencia de osteoporosis, arteriosclerosis, algunos tipos de cáncer y la obesidad. La falta de desarrollo muscular, junto con el aumento de depósitos de grasa puede contribuir a promover la resistencia a la insulina y la diabetes del adulto (Eaton *et al*., 1988, 2002).

El sedentarismo podría inducir también diversos transtornos de la función cerebral. El ejercicio físico incrementa la generación de nuevas neuronas (neurogénesis), la neuroplasticidad, mejorando las capacidades de aprendizaje y memoria, y los niveles de factores neurotróficos, que tienden a disminuir con la edad y con las dietas ricas en grasas (Vaynman *et al*., 2006). Con el ejercicio se activan también áreas cerebrales relacionadas con la recompensa, la motivación y la resolución de problemas. La disminución de la actividad de dichas áreas puede contribuir a la aparición de depresión mental (Lambert, 2005).

Aunque la dieta de los cazadores-recolectores paleolíticos debió variar considerablemente entre distintos grupos, en función de la geografía y el clima, en todos ellos provenía únicamente de plantas no cultivadas y animales salvajes, lo que permite hacer algunas generalizaciones. La ingesta de proteínas entre los pueblos paleolíticos era probablemente superior a la que se consume actualmente en los países desarrollados. Mientras que en Estados Unidos un 12 por 100 de la energía consumida deriva de las proteínas, entre los actuales cazadores-recolectores la energía proveniente de estas constituye un 34 por 100 (Eaton *et al*., 1988).

La cantidad de fibra consumida por los miembros de las sociedades industriales es mucho menor que la de los agricultores tradicionales, los actuales cazadores-recolectores y la del resto de especies de primates. Los habitantes de los países industrializados son también los únicos mamíferos que ingieren más sodio que potasio. Los cazadores-recolectores consumen solo una cuarta parte del sodio consumido por un occidental promedio. No sorprende pues que entre los primeros no se observe el aumento de tensión arterial asociada a la edad, tan frecuente en las sociedades desarrolladas. Mientras que los niveles plasmáticos de colesterol superan los 200 mg/dl en la mayoría de los países industrializados, entre los agricultores tradicionales el promedio es de 134 mg/dl y de 123 mg/dl entre los cazadores-recolectores. No es de extrañar que las enfermedades cardiovasculares sean extremadamente infrecuentes en dichas sociedades.

El 60 por 100 del material estructural del cerebro está constituido por lípidos. Dado su gran tamaño y elevado número de conexiones sinápticas, el cerebro humano requiere un aporte elevado de ácidos grasos poliinsaturados de cadena larga, los cuales se obtienen únicamente con la dieta. El paso de una dieta vegetariana a una alimentación omnívora y rica en carne, hace alrededor de dos millones de años, aumentó en forma importante el aporte de ácidos grasos poliinsaturados de cadena larga y permitió el aumento del tamaño cerebral en el género *Homo*.

Existen dos tipos de dichos ácidos grasos, los omega-3 y los omega-6, que derivan, respectivamente, de los ácidos alfa-linolénico y alfa-linoleico, que en el cerebro se transforman en ácido docosahexanoico (omega-3) y ácido araquidónico (omega-6). Ambos ácidos son imprescindibles para un

funcionamiento neuronal correcto. El déficit de omega-3 se ha relacionado con la aparición de transtornos de atención e hiperactividad y con el empeoramiento de los síntomas de esquizofrenia y también de depresión mental. También parecen tener una función protectora ante enfermedades cardiovasculares (Broadhurst *et al*., 2002). Los ácidos omega-3 mejoran la plasticidad y función sinápticas. En ratas tratadas con dietas ricas en omega-3 se ha observado un aumento de expresión de genes relacionados con la plasticidad sináptica, el metabolismo energético neuronal y el metabolismo de proteínas asociadas al citoesqueleto y membranas (Horrocks *et al*., 2004).

El ácido docosahexanoico tiene también una acción antioxidante, lo cual podría proteger contra algunas enfermedades frecuentes a edad avanzada, como Parkinson y Alzheimer. En ratones transgénicos, portadores de genes humanos que inducen depósitos del péptido beta-amiloide, una de las lesiones que caracterizan a la enfermedad de Alzheimer, una dieta rica en omega-3 produce una reducción de dichos depósitos del 4050 por 100 en córtex e hipocampo (Horrocks *et al*., 2004).

El estudio del ratio estroncio/calcio en huesos fósiles indica que los miembros del género *Homo* incluían una considerable proporción de carne en la dieta hace ya 1,8 millones de años (Mann, 2000). La carne de animales salvajes, sin embargo, es extraordinariamente magra y rica en ácidos grasos poliinsaturados. Los animales domésticos tienen un mayor contenido en grasa que los salvajes, lo cual se ha incrementado considerablemente en las modernas granjas industrializadas, donde los animales se ven obligados a permanecer inmóviles. En los animales salvajes, los ácidos grasos omega-3 constituyen el 8-9 por 100 del total y el ratio omega-6/omega-3 es de 3:1. En la moderna dieta occidental, en cambio, el ratio omega-6/omega-3 es de 12:1. (Mann, 2000). La disminución de la ingesta de ácidos grasos omega-3 en las sociedades desarrolladas podría influir en el aumento de enfermedades cardiovasculares, en el desarrollo de algunas enfermedades neurodegenerativas y en el incremento de la gravedad de la depresión mental, el déficit de atención y la esquizofrenia.

Un aspecto beneficioso del aumento de la higiene en las modernas sociedades industriales fue la disminución de las enfermedades infecciosas, con la consecuente reducción de mortalidad infantil. Durante nuestra evolución los niños siempre estuvieron expuestos desde el nacimiento a numerosos microorganismos y parásitos con la consecuencia de una elevada tasa de infección y mortalidad infantil. La exposición durante la infancia a diversos microorganismos patógenos, sin embargo, podría tener consecuencias beneficiosas, al modular la función del sistema inmune, preparándolo para enfrentarse a microorganismos invasores durante el resto de la vida, en caso de que el niño lograra sobrevivir. La ausencia de exposición a microorganismos que se da entre los niños de las áreas urbanas occidentales podría llevar a alteraciones de la función inmunitaria en el adulto y a la predisposición a alergias y enfermedades autoinmunes, como la esclerosis múltiple, que parecen ir en aumento en los países industrializados (Maziak, 2002).

Las citoquinas son moléculas que intervienen en la defensa contra microorganismos, como bacterias y virus. Los linfocitos T secretan dos tipos de citoquinas, las Th1 y las Th2. Las Th1, como el interferón gamma y el factor de necrosis tumoral alfa, están relacionadas con las reacciones de hipersensibilidad retardada, como las que se dan en las enfermedades autoinmunes, mientras que las Th2 están relacionadas con reacciones agudas ante la infección y son capaces de inhibir las reacciones de hipersensibilidad retardada. La infección por gusanos intestinales llamados helmintos estimula la respuesta de las citoquinas Th2, las cuales tienden a modular las Th1, inhibiendo las respuestas excesivas por parte de este grupo de citoquinas. La mayor parte de los niños que han crecido en sociedades tradicionales (cazadores-recolectores o agrícolas) han sido parasitados durante su infancia por helmintos. Curiosamente, las enfermedades autoinmunes en las que se produce una hiperactivación de citoquinas Th1, como la esclerosis múltiple o la enfermedad de Crohn, un tipo de inflamación intestinal crónica, son casi inexistentes en dichas sociedades tradicionales, mientras que en sociedades desarrolladas y con un alto nivel de higiene, donde los niños raramente entran en contacto con helmintos, dichas enfermedades son cada vez más frecuentes. Se ha

propuesto la hipótesis de que la ausencia de contacto con helmintos en la infancia, al no activar las citoquinas Th2, permitiría posteriormente una hiperactivación de citoquinas Th1 ante una infección en aquellas personas genéticamente predispuestas, lo que podría llevar al desarrollo de enfermedades autoinmunes. De hecho, la exposición a helmintos ha conseguido mejorar significativamente los síntomas de la enfermedad de Crohn, consiguiendo la remisión de la enfermedad en algunos casos (Elliot *et al*., 2000; Summers *et al*., 2005).

El aumento de longevidad que ha tenido lugar en las últimas décadas podría hacer que determinados genes que inducen efectos beneficiosos durante la juventud puedan llegar a ser dañinos en la vejez. A este fenómeno se lo denomina *pleiotropía antagonista* y tal vez esté relacionado con numerosas enfermedades asociadas a la edad avanzada, como la hiperplasia maligna de próstata y la enfermedad de Alzheimer (Wick *et al*., 2003; Bufill, 2005; Bufill y Blesa, 2006).

Los cambios inducidos por la cultura se han hecho excesivamente rápidos para que el ser humano pueda adaptarse a ellos mediante la mutación y selección genética. Nuestros genes fueron seleccionados para adaptarse a un entorno que ya no existe, por lo que genes que fueron útiles en el entorno ancestral en el que se produjo nuestra evolución pueden incrementar la susceptibilidad a determinadas enfermedades propias del mundo desarrollado.

Emociones y estrés

Nuestras emociones ancestrales, como la reacción de lucha-huida que compartimos con el resto de los vertebrados, pueden también resultar dañinas en el medio actual. Ante cualquier amenaza, en la naturaleza existen solo dos opciones: luchar o huir. En momentos de tensión, cólera o miedo se produce en todos los vertebrados una reacción evolutivamente muy antigua, consistente en una descarga de adrenalina y glucocorticoides por parte de las glándulas suprarrenales, que induce la liberación de grasas y carbohidratos en el torrente sanguíneo, donde se transformarán en energía.

La adrenalina reduce la irrigación intestinal y aumenta el riego sanguíneo en el corazón, pulmones, músculos y cerebro, que se preparan para la acción.

En el medio ancestral en que evolucionó el género *Homo*, la descarga de adrenalina iba siempre seguida de un intenso esfuerzo físico, ya fuera para luchar, huir o perseguir a una presa, a veces durante largos periodos, lo que ayudaba a eliminar las grasas liberadas al torrente sanguíneo. En la mayor parte del mundo el ser humano ya no hace vida de cazador-recolector, pero no han cambiado sus reacciones en los momentos de tensión. Estas siguen siendo idénticas a las de sus antepasados: el cuerpo se prepara para la acción, pero no hay acción, lo que impide eliminar las grasas que tan útiles habrían sido en el medio en que evolucionamos y que acaban depositándose en nuestros vasos sanguíneos.

La mayor parte de los miembros de las sociedades desarrolladas llevan una vida sedentaria y ya no se enfrentan a peligros concretos que requieren el despliegue de actividad física, como depredadores o enemigos, sino a otro tipo de amenazas, como la tensión laboral, la inseguridad económica, la monotonía, la soledad, las aglomeraciones, el ruido excesivo o los continuos atascos de tráfico, ante los cuales ya no cabe luchar o huir.

Mientras que en el medio ancestral las amenazas solían ser esporádicas, en la sociedad moderna un alto porcentaje de personas vive en condiciones de estrés permanente, lo que puede acabar dañando su sistema cardiovascular. Se ha observado un incremento de hipertensión entre personas obligadas a vivir en medios con alta densidad de población y el estrés sostenido podría ser una causa tan importante como el sedentarismo o la dieta hipercalórica en el aumento de enfermedades cardiovasculares observado en los países occidentales (Clark Howell, 1965; Dubos, 1965; Savgstad, 2006). Según el neurobiólogo y primatólogo Robert Sapolsky, aunque el estrés induce las mismas reacciones en todos los vertebrados, los primates y el ser humano presentan muchas más enfermedades relacionadas con este que el resto de los mamíferos. Al ser animales inteligentes, los primates pueden prever los peligros mucho mejor que otros mamíferos y son más susceptibles al estrés psicológico, sobre todo el que deriva de las relaciones sociales con los miembros de su propia especie. El ser humano,

gracias a su capacidad de lenguaje simbólico y su gran imaginación, es capaz de percibir como estresantes situaciones que ningún otro animal interpretaría como tales, ser afectado por posibles escenarios futuros que pueden no llegar a producirse e incluso por peligros inexistentes.

Según Sapolsky, una parte considerable del estrés que sufren los primates no humanos está causado por la competición por la jerarquía y por distintos recursos que tiene lugar con sus propios congéneres (Sapolsky, 1994). En primates no humanos, como en muchos vertebrados, el descenso de jerarquía social se acompaña de disminución de los niveles de serotonina cerebral, elevación del cortisol plasmático y conductas de apatía y sumisión, que indican depresión mental. La competición jerárquica tiene también lugar entre los miembros de cualquier grupo humano. A pesar de ello, los pueblos cazadores-recolectores suelen vivir en grupos relativamente igualitarios y, aunque la competición entre distintos grupos puede haber sido intensa en nuestra prehistoria, la baja densidad de población probablemente hacía infrecuente la interacción con grupos de extraños. Con la llegada de la civilización y la aparición de las primeras ciudades, donde miles de individuos que no se conocían unos a otros se veían obligados a convivir, las desigualdades se incrementaron y la jerarquización fue aumentando cada vez más.

En las sociedades desarrolladas, altamente jerarquizadas, la competencia interindividual es muy intensa y el triunfo social se valora en función de la capacidad de adquisición de bienes materiales. Una sociedad hipercompetitiva, altamente jerarquizada y que sobrevalora el éxito material, que solo unos pocos pueden alcanzar, no es extraño que tienda a inducir sentimientos de fracaso y depresión mental en aquellos individuos predispuestos a ella, que permanecen en los niveles «más bajos» de la escala social, que sienten no tener ningún control sobre sus vidas o cuya posición jerárquica o poder adquisitivo han disminuido o corren peligro de disminuir. Las depresiones son excepcionales entre los ancianos pertenecientes a sociedades tradicionales, a quienes se considera depositarios del conocimiento y cuya jerarquía social va en aumento con la edad. En los países occidentales, por el contrario, donde se produce una

disminución del estatus económico y social con la jubilación, las depresiones entre ancianos son extremadamente frecuentes (Sapolsky, 1994).

El sistema emocional arcaico de *Homo sapiens*, unido a su poderosa imaginación, le impide una correcta adaptación al medio artificial que ha creado. Dado que no parece posible cambiar nuestra fisiología y emociones en un futuro cercano, tal vez sería útil imitar, en cuanto a ejercicio, dieta y redes de apoyo social se refiere, a los pueblos cazadores-recolectores, dentro de las posibilidades que nuestra sociedad permite.

El cerebro de cualquier animal, y con él sus impulsos, necesidades y emociones, ha evolucionado para promover la supervivencia y reproducción. Cualquier actividad que contribuya a maximizar estas resultará agradable, gracias a la selección natural: aquellos animales que más agradables encontraban las actividades relacionadas con la supervivencia y reproducción tendían también a dejar una mayor descendencia. Así, las actividades relacionadas con la caza resultan agradables a cualquier depredador, independientemente de que esté o no hambriento, como cualquier propietario de perros o gatos puede atestiguar. La frustración permanente de dichas actividades resulta por el contrario desagradable y puede llevar a diversos tipos de disfunción emocional. En palabras del psiquiatra David Hamburg, «los individuos buscan y encuentran gratificantes aquellas situaciones que han resultado muy ventajosas para la supervivencia de la especie. Es decir, las tareas que deben ser llevadas a cabo con vistas a la supervivencia de la especie suelen ser bastante agradables. Resultan fáciles de aprender y difíciles de olvidar. Si se impide por completo o se empobrece su desarrollo se produce tensión, ira, actividades sustitutivas y, si la situación se prolonga durante mucho tiempo, depresión» (Hamburg, 1963).

Durante el pasado siglo la tasa de depresión ha ido aumentando progresivamente en los países industrializados. La depresión y ansiedad crónicas parecen ser enfermedades de la civilización. Los niveles plasmáticos de cortisol, una hormona segregada por las glándulas suprarrenales, aumentan con el estrés crónico, depresión y ansiedad. Un estudio realizado entre los habitantes de la Samoa rural mostró que estos

presentaban niveles de cortisol sanguíneo muy inferiores a los de los habitantes de los países occidentales. Un estudio sobre la depresión crónica entre los kabuli de Nueva Guinea no consiguió encontrar ningún caso de dicha enfermedad (Wright, 1995). Todo parece indicar que los transtornos emocionales son mucho más frecuentes en aquellos países que disfrutan de un mejor sistema sanitario, mayor bienestar económico y abundancia material.

En su obra *El malestar en la cultura*, Sigmund Freud afirmó que una parte importante del descontento, e incluso psicopatología, del ser humano moderno provenía de las restricciones impuestas por la civilización a impulsos básicos, como la sexualidad y agresividad, los cuales, según este autor, se habrían expresado sin trabas durante nuestra prehistoria. Con ello Freud seguía una antigua corriente de pensamiento, todavía vigente, que considera los impulsos biológicos o «animales» básicamente egoístas y destructivos, mientras que la moral, empatía y ayuda mutua se consideran productos culturales, exclusivamente humanos, resultado de nuestra capacidad de reflexión. Los datos antropológicos, sin embargo, muestran que los miembros del género *Homo* siempre vivieron en bandas o grupos compuestos por individuos de diferentes edades y sexos, que no tenían más remedio que cooperar entre sí, por lo que sus pulsiones básicas deben haber estado siempre sometidas a ciertas restricciones, sin las cuales no hubiera sido posible la convivencia. El propio Freud admitió que la capacidad de represión formaba parte de la naturaleza humana. Conductas como ayuda mutua, indicios de empatía y cierto grado de represión de impulsos agresivos y sexuales se observan también en otros animales sociales, como cetáceos, elefantes y primates no humanos, lo que indica que dichos impulsos tienen una base biológica. La capacidad de razonar, característica de nuestra especie, ha ido mucho más allá, creando la moral, los valores y la ética. Cabe preguntarse, sin embargo, si habríamos llegado a desarrollar un sentido ético sin la influencia de los impulsos biológicos afiliativos. No debe olvidarse que la capacidad de razonar del ser humano es un producto de la selección natural y que también ha producido la explotación económica, los totalitarismos y el genocidio.

Según los psicólogos evolucionistas, parte del incremento de depresión y ansiedad que se da en las sociedades desarrolladas puede atribuirse a la represión de nuestras pulsiones afiliativas, a las que Darwin llamaba «instintos sociales». Los miembros de nuestra especie han necesitado siempre el apoyo de parientes y amigos y de un largo periodo de cuidado de los hijos, todo ello importante para la supervivencia personal y transmisión de los propios genes, motivo por el que estas actividades suelen resultar profundamente satisfactorias. Al igual que la agresividad y la búsqueda de estatus social, las capacidades de generosidad, amistad y empatía también han sido moldeadas por la selección natural. En opinión de los psicólogos evolucionistas, las condiciones prevalentes en muchas sociedades desarrolladas tienden a reprimir dichos impulsos sociales, creando sentimientos de culpa, depresión y ansiedad.

En las sociedades industriales, el número de personas que viven solas va en aumento, llegando a un 50 por 100 en ciudades como París o Hamburgo. Un porcentaje creciente de los habitantes de las grandes ciudades vive entre una muchedumbre de desconocidos y carece al mismo tiempo de una red de apoyo social. Algunas tecnologías, como la televisión o el coche, pueden contribuir a favorecer su aislamiento. La civilización industrial podría conducir, a la larga, a una «subsocialización» que apoyaría el egoísmo, el aislamiento y la represión de nuestras pulsiones afiliativas (Wright, 1995). Quizá uno de los mayores problemas con los que se enfrenta el ser humano sea el haber pasado, en el breve espacio de cinco mil años, con la aparición de las primeras ciudades, de una sociedad tribal y personal a una sociedad supertribal y despersonalizada (Morris, 1970).

Todo ello, junto con el estrés permanente que mantiene constantemente activado el sistema de lucha-huida, podría estar en la base de los numerosos transtornos emocionales que caracterizan a nuestra sociedad. Dichos transtornos, que no constituyen en realidad enfermedades sino dificultades de adaptación, son uno de los precios a pagar por nuestra inteligencia. Esta ha construido, en un lapso de tiempo muy corto en términos evolutivos, un entorno muy diferente de aquel en el que evolucionó nuestro género y al

cual nuestro genoma no ha tenido tiempo de adaptarse. En palabras del biólogo E. O. Wilson, «nuestras civilizaciones fueron mal construidas en torno al biograma humano» (Wilson, 1975).

¿Implica ello que nuestra inteligencia, mediante una evolución cultural cada vez más rápida, llevará a un desfase progresivamente creciente entre nuestra fisiología, pulsiones y emociones y un entorno cada vez más distanciado de aquel en que evolucionamos? No podemos renunciar a la civilización. *Homo sapiens* es un ser inteligente y curioso, cuyo cerebro necesita estímulos sociales e intelectuales y las ciudades, al poner a numerosas mentes en contacto entre sí son, en palabras de Desmond Morris, «las colonias procreadoras de las ideas humanas» (Morris, 1970). Las civilizaciones fueron mal construidas en torno a nuestro biograma debido en parte a la falta de información. Hasta no hace mucho tiempo, nuestra especie fue considerada como algo situado fuera de la naturaleza, visión que todavía comparte una parte considerable de seres humanos. El descubrimiento de la evolución ha situado al ser humano en una perspectiva naturalista, como un miembro del orden de los primates, si bien dotado de facultades cognitivas excepcionales. Disciplinas como la paleoantropología, la paleoecología humana, la arqueología prehistórica y el estudio de las sociedades actuales de cazadores-recolectores, están contribuyendo al conocimiento del medio ancestral en el que evolucionamos y de las presiones selectivas que promovieron los cambios genéticos que nos convirtieron en humanos. El estudio etológico de los primates no humanos nos está ayudando a conocer cuáles son los rasgos conductuales, emocionales y cognitivos ancestrales que compartimos con ellos y cuáles son los rasgos derivados o adaptaciones desarrolladas a lo largo de nuestra evolución. El reciente desarrollo de la neurociencia cognitiva, por su parte, ha permitido considerables avances en el conocimiento de las bases cerebrales de las pulsiones, emociones y otras funciones mentales y la revolución genómica, iniciada en la última década, está empezando a identificar los genes relacionados con ellas. Todo ello está llevando a una comprensión cada vez mejor de la naturaleza humana, solo mediante la cual será posible construir un entorno más adecuado a nuestras necesidades. El problema del retraso genómico podría ser amortiguado mediante la

aplicación de medidas basadas en el conocimiento de nuestra naturaleza. La comprensión de la naturaleza humana, más urgente que nunca, no es un problema estrictamente académico sino que puede tener importantísimas consecuencias prácticas.

Los conocimientos sobre esta, aportados por la biología evolutiva y las neurociencias, siguen siendo, por desgracia, todavía desconocidos, no solo por la mayor parte del público sino por una gran mayoría de médicos, educadores y planificadores sociales e incluso un número no despreciable de científicos. Existe también un rechazo muy extendido hacia estos nuevos conocimientos por motivos religiosos o ideológicos. La perspectiva evolutiva de la naturaleza humana puede tal vez no resultar agradable en algunos aspectos. Aunque ningún biólogo evolucionista sostiene que la conducta humana está totalmente determinada por los genes, sino condicionada por la compleja interacción entre estos entre sí y con el medio ambiente, mediante mecanismos que todavía estamos muy lejos de comprender, a muchas personas les desagrada la idea de que nuestras funciones mentales tengan sus raíces en el mundo animal y estén, aunque sea solo en parte, condicionadas genéticamente. Persistir en el rechazo a la perspectiva evolutiva de la naturaleza humana, sin embargo, solo conducirá a una visión de nuestra especie obsoleta y alejada de la realidad y a la construcción de un entorno cada vez más difícil de soportar.

Epílogo

El moderno animal humano no vive ya en las condiciones naturales de su especie. Atrapado ... por su propia inteligencia, se ha instalado en una vasta y agitada casa de fieras, donde, a causa de la tensión, se halla en constante peligro de enloquecer.

DESMOND MORRIS

¿Proseguirá en el futuro nuestra evolución cerebral? La mayor parte de los científicos cree que la evolución biológica humana ha cesado totalmente, dado que esta suele tener lugar entre poblaciones geográficamente aisladas, y por efecto protector de la civilización ante los rigores de la selección natural.

Sin embargo, ¿podemos estar seguros de que ello es así? ¿Ha dejado de actuar la selección natural en los numerosos países en desarrollo donde las infecciones son endémicas y donde amplios sectores de la población no tienen acceso a la medicina moderna? Si nos limitamos a los países desarrollados, ¿podría existir una reproducción diferencial dependiente de las características genéticas de cada individuo? Sabemos que el estrés sostenido produce ansiedad, depresión y contribuye a las enfermedades cardiovasculares, transtornos que afectan negativamente a la reproducción. También que la disminución de espermatozoides detectada en numerosos países industriales podría estar relacionada tanto con el estrés como con la contaminación ambiental. Esta última se ha relacionado con distintos tipos de cáncer, los cuales pueden darse en plena edad reproductiva. ¿Pueden ciertos individuos, más resistentes al estrés o a los efectos de los contaminantes ambientales, tener más descendencia que otros? La mortalidad por accidentes, drogas o violencia son relativamente frecuentes entre jóvenes y adolescentes de sociedades desarrolladas. ¿Es más frecuente

la mortalidad por dichas causas entre individuos con determinadas características emocionales y cognitivas? Si ello es así podría existir una selección contra determinados genes relacionados con algunos aspectos de la personalidad, la inteligencia y otras capacidades cognitivas, los cuales tenderían a propagarse menos que otros.

Los hallazgos de Bruce Lahn, descritos anteriormente en otro capítulo, van a favor de que la evolución cerebral podría proseguir todavía. Un reciente estudio realizado por John Hawks y colaboradores favorece la hipótesis de que la evolución humana no solo prosigue, sino que se ha acelerado significativamente durante los últimos 40.000 años (Hawks *et al*., 2007). Durante este periodo se han seleccionado en nuestra especie numerosas variantes de genes que confieren ventajas adaptativas ante presiones selectivas que adquirieron especial relevancia a partir del inicio de la agricultura, hace unos 10.000 años, entre las que destacan la exposición a nuevos factores infecciosos transmitidos por animales domésticos y cambios dietéticos, como la ingesta de productos lácteos por parte de la población adulta. La evolución adaptativa experimentada por el ser humano a partir del Neolítico parece haber sido más de cien veces más rápida que la que caracterizó la mayor parte de la evolución de la especie *Homo sapiens*. Los cambios culturales han reducido la mortalidad, pero todo indica que la reproducción diferencial todavía persiste.

No sabemos, sin embargo, qué dirección podría tomar dicha evolución. Aunque no parece existir una tendencia evolutiva hacia una mayor capacidad cognitiva, este fenómeno se ha producido repetidas veces en diversas especies de aves y mamíferos, dado que una mayor inteligencia puede incrementar las posibilidades de supervivencia y reproducción en especies sociales y de larga vida. Ello no garantiza, sin embargo, que vaya a persistir el progresivo aumento de capacidad cognitiva que ha caracterizado a la evolución humana. Tampoco es posible predecir con exactitud el rumbo que seguirá nuestra sociedad. Los cambios ocurridos en las últimas décadas apuntan, sin embargo, a que nos dirigimos hacia una sociedad basada en la información, en la que los cambios sociales y tecnológicos serán cada vez más rápidos y en la que una gran mayoría de individuos requerirán una gran flexibilidad y capacidad de adaptación, así como un aprendizaje continuo, y

cada vez más acelerado, a lo largo de la vida. Una sociedad basada en la información no podrá seguir permitiéndose desperdiciar las capacidades cognitivas de nuestra especie: la mayor parte de los seres humanos se verán obligados a convertirse en estudiantes vitalicios. Además tendrán que adaptarse a continuos cambios tecnológicos y sociales. Se trata de una situación totalmente nueva, de la que desconocemos sus consecuencias. Ninguna de las revoluciones de la información ocurridas anteriormente, incluyendo la escritura y la imprenta, afectaron a un porcentaje tan amplio de la población, exceptuando, tal vez, la revolución cultural del Paleolítico superior. Ninguna, desde luego, exigió la adquisición por parte de cada individuo de tal volumen de información.

La generalización de la cultura simbólica se tradujo en cambios biológicos, como el aumento de la longevidad y de la neuroplasticidad. Algunos científicos opinan que la prolongación de la educación, al retrasar el inicio de la reproducción, se traducirá en un aumento de la longevidad (Martin, 2002). No puede descartarse que los individuos que mejor se adapten a la sociedad basada en la información dejen, con el tiempo, una mayor descendencia que aquellos que no logren adaptarse a ella, lo que, si estas tendencias se mantienen durante un periodo de tiempo suficiente, podría fomentar la selección de genes que favorecieran una mejora de determinadas capacidades cognitivas.

En todo caso nuestra evolución futura estará más condicionada que nunca por la cultura. Hasta ahora esta se ha limitado a contribuir a la selección de diversos genes, algunos de los cuales promovieron mejoras en nuestra inteligencia. No parece exagerado predecir que, en el futuro, mediante métodos culturales que abarcarán desde mejoras en la nutrición y creación de entornos estimulantes hasta el uso de fármacos y la manipulación genética, podremos influir en nuestras capacidades cognitivas, mejorándolas. Los avances en las tecnologías de almacenamiento y procesado de la información extracerebral llevarán a la creación de una «mente global» cuyas potencialidades desconocemos. La coevolución entre genes y cultura podría adquirir más importancia que

nunca y lograr tal vez, si antes no provocamos nuestra propia extinción, que la evolución cultural, biológica y cognitiva de la especie humana llegue a alcanzar niveles que actualmente somos incapaces de imaginar.

No existe, sin embargo, la seguridad absoluta de que las tendencias actuales vayan a mantenerse el tiempo suficiente para permitir los cambios evolutivos antes descritos. La superpoblación, el cambio climático o desastres ecológicos podrían llevar al colapso de nuestra especie y a una reducción drástica del número de seres humanos en el planeta. En este caso, la civilización tal como la conocemos habría sido el equivalente de unas agradables vacaciones durante las cuales se habría relajado la implacable acción de la selección natural. En las condiciones creadas por dicho colapso, la selección natural volvería a actuar con toda su crudeza y solo desplegando todo nuestro ingenio lograríamos sobrevivir. Sean cuales sean los escenarios que debamos afrontar en el futuro, las únicas opciones para nuestra especie son el desarrollo de la inteligencia o la extinción.

Bibliografía

Aboitiz, F. (1994). «The evolution of brain size and organization in vertebrales: a program for research.» *Biol. Res*. 27: 15-27.

Adams, R., Victor M., Ropper, A. H. (1997). *Principles of Neurology* (6.ª ed.). Mc Graw-Hill. Nueva York.

Aiello, L. C. y R. I. M. Dunbar (1993). «Neocortex size, group size and the evolution of Language.» *Current Anthropology* 34 (2): 184-193.

Aiello L. C., Wheeler P. (1995). «The expensive tissue hypothesis: the brain and digestive system in human and primate evolution.» *Curr. Anthopol.* 36: 199-221.

Alemseged, Z., F. Spoor, W. H. Kimbel, R. Bobe, D. Geraads, D. Reed y J. G. Wynn (2006). «A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia.» *Nature* 443: 296-301.

Alexander, R. (1990). *How did humans evolve? Reflections on the uniquely unique species*. Museum of Zoology. (Special publication No. 1) The University of Michigan. Ann Arbor MI.

Allman, J. M. (1999). *Evolving brains*. Scientific American Library. Nueva York.

Allman, J. M., Hakeem, A., Watson, K. (2002). *Two phylogenetic specializations in the human brain. The neuroscientist* 8: 335-46.

Arcadi, A. C. (1996). «Phrase structure of wild chimpanzee pant hoots: Patterns of production and interpopulation variability.» *American Journal of Primatology* 39: 159-178.

Ardrey, R. (1961). *African Genesis*. Dell. Nueva York.

Ardrey, R. (1976). *The hunting hypothesis. A personal conclusion concerning the evolutionary nature of man*. Collins. Londres.

Arendt, T. (2001). «Alzheimer's disease as a disorders of mechanisms underlying structural brain self-organization.» *Neuroscience* 102:723-765.

Arensburg, B., A. M. Tillier, B. Vandermeersch, H. Duday, H. Schopartz y Y. Rak (1989). «A middle paleolithic human hyoid bone.» *Nature* 338: 758-760.

Arsuaga, J. L., Martínez I. (1998). *La especie elegida. La larga marcha de la evolución humana*. Temas de hoy. Madrid.

Asfaw, B., White, T., Lovejoy, O., Latimer, B., Simpson, S., Suwa, G. (1999). «*Australopithecus gahri*: A new species of Early Hominid from Ethiopia.» *Science* 284.

Asfaw, B., Gilbert, W. H., Beyene, Y., Hart, W. K., Renne, P. R., Wolde-Gabriel, G., Vrba, E. S., White, T. (2002). «Remains of *Homo erectus* from Bouri, MIddle Awash, Ethiopia.» *Nature* 416.

Barham, L. S. (2002). «Systematic Pigment Use in the Middle Pleistocene of South-Central Africa.» *Current Anthroplogy* 43(1): 181-190.

Baron-Cohen, S. (1995). *Mindblindness: an essay on autism and theory of mind.* MIT Press. Cambridge MA.

Bauer, R. H. (1993). «Lateralization of neural control for vocalization by the frog (*Rana pipiens*).» *Psychobiology* 21: 243-248.

Bednarik, R. G. (1994). «The Pleistocene art of Asia.» *Journal of World Prehistory* 8(4): 351-375.

Bednarik, R. G. (2001). «An Acheulian figurine from Marocco.» *Rock Art Research*. 18(2): 115-116.

Bednarik, R. G. (2003a). «A Figurine form the African Acheulian.» *Current Anthroplogy* 44(3): 405-438.
Bednarik, R. G. (2003b). «The Earliest Evidence of Paleoart.» *Rock Art Research*. 20(2): 89-135.
Bednarik, R. G., G. Kumar, A. Watchman y R. G. Roberts (2005). «Preliminary results of the EIP Project.» *Rock Art Research* 22(147-197).
Bednarik, R. G. (*en prensa*). «The Middle palaeolithic engravings from Oldisleben, Germany.» *Anthropologie*.
Belfer-Cohen, A. y N. Goren-Inbar (1994). «Cognition and communication in Levantine Lower Palaeolithic.» *World Archaeology* 26(2): 144-157.
Bemporad J. R. (1991). «Dementia praecox as a failure of neoteny.» *Theor Med*. 12: 45-51.
Bermúdez de Castro, J. M., Rosas, A., Carbonell, E. *et al*. (1999). «A modern human pattern of dental development in Lower Pleistocene hominids from Atapuerca-TD6 (Spain).» *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 96:4.210-13.
Boesch, C. y M. Tomasello (1998). «Chimpanzee and Human Cultures.» *Current Anthropology* 39: 591-614.
Bogin, B. y Holly-Smith, B. (2000). «Evolution of the human life cycle.» En Stinson S., Bogin B., Hush-Ashmore R. y O'Rourke (eds.). (2000). *Human biology: an evolutionary and biocultural perspective*. Wiley. Nueva York, pp. 377-424.
Bogin, B. (2006). «Modern human life history: the evolution of human childhood and fertility.» En Paine R. R., Hawkes K. (eds.). *The evolution of the human life history.* School of American Research Press, Santa Fe, Nuevo México, pp. 197-230.
Bookstein, F., Schafer, K., Prossinger, H. *et al*. (1999). «Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern *Homo* by morphometry analysis.» *Anat. Rec.* 257; 217-24.
Boroojerdi, B., H. Foltys, T. Krings, U. Spetzger, A. Thron y R. Topper (1999). «Localization of the motor hand area using transcranial magnetic stimulation and functional magnetic resonance imaging.» *Boroojerdi, B*. 110: 699-704.
Broadhurst, C., Wang, Y., Crawford, M. *et al*. (2002). «Brain-specific lipids from marine, lacustrine or terrestrial food resources: potential impact on early african *Homo sapiens*.» *Comp. Biochem. Physiol. B. Biochem. Mol. Biol*. 131: 653-73.
Broca, P. (1865). «Du siege de la faculté du langage articulé.» *Paul Broca* 6: 337-395.
Brown, P., T. Sutikna, M. J. Morwood, R. P. Soejono, Jatmiko, E. Wayhu Saptomo y R. A. Due (2004). «A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia.» *Nature* 431: 1055-1061.
Bruner, E. (2004). «Geometric morphometrics and paleoneurology : Brain shape evolution in the genus Homo.» *J. Hum. Evol.* 47: 279-303.
Bruner, E., Holloway, R. L. (2010). «A bivariate approach to the widening of the frontal lobes in the genus Homo.» *J. Hum. Evol.* 58: 138-146.
Brunet, M., Beauvilain, A., Coppens, Y., Heintz, E., Moutaye, A. H. E., Pilbeam, D. (1995). «The first australopithecine 2,500 kilometers west of the Rift Valley (Chad).» *Nature*, 378.
Buckner, R., Andrews-Hanna J. R., Schacter, D. L. (2008). «The Brain's Default Mode Network. Anatomy, function and relevance to disease.» *Ann. NY Acad. Sci*. 1124: 1-38.
Bufill, E. (2005). «¿Los cambios evolutivos explican que la enfermedad de Alzheimer sea exclusivamente humana?» En Sanjuán, J., Cela-Conde C. J. (eds.). *La profecía de Darwin: Del origen de la mente a la psicopatología*. Ars XXI. Barcelona, pp. 231-249.
Bufill, E., Blesa, R. (2006). «Enfermedad de Alzheimer y evolución cerebral: ¿Es la enfermedad de Alzheimer un ejemplo de pleiotropía antagónica?» *Rev. Neurol*. 42: 25-33.
Bufill, E., Carbonell, E. (2004). «Conducta simbólica y neuroplasticidad: ¿un ejemplo de coevolución gen-cultura?» *Rev. Neurol*. 39: 48-55.

Bufill, E., Carbonell, E. (2006). «Apolipoprotein E polimorphism and neuronal plasticity.» *American Journal of Human Biology*. 18: 556-8.

Bufill, E., Agustí, J., Blesa, R. (2011). «Human Neoteny Revisited : The case of Synaptic Plasticity.» *Am. J. Hum. Biol.* 23: 729-739.

Burns, J. (2007). *The descent of madness. Evolutionary origins of psychosis and the social brain.* Routledge. Londres y Nueva York.

Buxhoeveden, D. P., A. E. Switala, M. Litaker, E. Roy y M. F. Casanova (2001). «Lateralization of minicolumns in human Planum temporale is absent in nonhuman primate cortex.» *Brain, Behavior and Evolution* 57: 349-358.

Byrne, R. W. (2000). «Evolution of Primate Cognition.» *Cognitive Science* 24(3): 543-570.

Cáceres, M., Lachuer, J., Zapala, M.A. *et al*. (2003). «Elevated gene expression levels distinguish human from non-human primate brains.» *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 100: 13030-35.

Cáceres, M., Suwyn, C., Maddox, M. *et al*. (2007). «Increased cortical expression of two synaptogenic thrombospondins in human brain evolution.» *Cerebral Cortex*. 17: 2312-21.

Call, J. y M. Tomasello (1998). «Distinguishing intentional from accidental actions in orangutans (*Pongo pygmaeus*), chimpanzees (*Pan troglodytes*), and human children (*Homo sapiens*).» *Journal of Comparative Psychology* 112(2): 192-206.

Calvin, W. H. (2004). *A brief history of the mind*. Oxford University Press. Oxford.

Cantalupo, C. y W. D. Hopkins (2001). «Asymmetric Broca's area in great apes.» *Nature* 414: 505.

Carbonell, E. (ed.). (2005). *Homínidos: Las primeras ocupaciones de los continentes*. Ariel, Barcelona.

Carbonell, E. (2008). *La consciència que crema*. Ara Llibres. Badalona.

Carbonell, E. y M. Vaquero (eds.). (2002). *Abric Romaní Nivell I. Models d'ocupació de curta durada de fa 46.000 anys a la Cinglera del Capelló (Capellades, Anoia, Barcelona)*. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.

Carbonell, E., M. Mosquera, A. Ollé, X. P. Rodríguez, R. Sala, J. M. Vergès, J. L. Arsuaga y J. M. Bermúdez de Castro (2003). «Les premières pratiques funéraires auraient-ils pris place à Atapuerca, il y a 350.000 ans?» *L'Anthropologie* 107(1): 1-14.

Caspari, R., Lee S. (2004). «Older age becomes common late in human evolution.» *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 101: 10895-900.

Chomsky, N. (1966). *Cartesian Linguistics*. Harper & Row. Nueva York.

Clapham, P. J., E. Leimkuhler, B. K. Gray y D. K. Mattila (1995). «Do humpback whales exhibit lateralized behaviour?» *Animal Behaviour* 50: 73-82.

Clark Howell, F. (1965). *Early Man*. Time inc. Nueva York.

Coolidge, F. L. y T. Wynn (2001). «Executive functions of the frontal lobes and the evolutionary ascendancy of *Homo sapiens*.» *Cambridge Archaeological Journal* 11(2): 255-260.

Coolidge, F. L. y T. Wynn (2005). «Working Memory, its Executive Functions, and the Emergence of Modern Thinking.» *Cambridge Archaeological Journal* 15(1): 5-26.

Corballis, M. C. (1989). «Laterality and Human Evolution.» *Psychological Review* 96(3): 492-505.

Corballis, M. C. (1997). «The Genetics and Evolution of Handedness.» *Psychological Review* 104(4): 714-727.

Corballis, M. C. (2003). «From mouth to hand: Gesture, speech, and the evolution of right.handedness.» *Behavioral and Brain Sciences* 26: 199-260.

Corbo, R. M., Scacchi, R. (1999). «Apolipoprotein E (ApoE) allele distribution in the world. Is ApoE4 a "thrifty" allele?» *Ann. Hum. Genet*. 63: 301-10.

Cosmides, L., Tooby, J. (2000). «The evolution of adaptations for decoupling and metarepresentation.» En Sperber D. (ed.) *Metarepresentation*. Oxford University Press. Nueva York.

Damasio, A. (1999). *The feeling of what happens. Body and emotion in the making of consciousness*. Harcourt Brace and Co. Nueva York.

Dawkins, R. (2005). «Afterword.» En Buss D. M. (ed.). *The handbook of evolutionary psychology.* Wiley. Hoboken. NJ. pp. 975-979.

Deacon, T. (1992). «Primate brains and senses.» En Jones S., Martin R., Pibbeam D. *The Cambridge Encyclopedia of human evolution*. Cambridge University Press. Cambridge.

Deacon, T. W. (1995). *The Brain and Language*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.

Deacon, T. W. (1997). *The Symbolic Species*. Allen Lane: The Penguin Press. Londres.

Deacon, T. W. (2000). «Evolutionary Perspectives on Language and Brain Plasticity.» *Journal of Commun Disorders* 33: 273-291.

Delagnes, A. y H. Roche (2005). «Late Pliocene hominid knapping skills: The case of Lokalalei 2C, West Turkana, Kenya.» *Journal of Human Evolution* 48: 435-472.

D'Errico, F., C. Gaillard y M. V. N. (1989). «Collection of non-utilitarian objetcs by *Homo erectus* in India.» *Procceedings of the 2nd International Congress of Human Paleontology*. Editoriale Jaca Book. Milán.

D'Errico, F. y A. Nowell (2000). «A new look at the Berekhat Ram figurine: implications for the origins of symbolism.» *Cambridge Archaeological Journal* 10(1): 123-167.

D'Errico, F., C. Henshilwood y P. Nilssen (2001). «An engraved bone fragment from c. 70 000-year-old Middle Stone Age levels at Blombos Cave, South Africa: implications for the origin of symbolism and language.» *Antiquity* 75: 309-318.

De Waal, F. B. M. y F. Lasting (1997). *Bonobo: The Forgotten Ape*. University of California Press. Berkeley.

De Waal, F. B. M. (2005a). «A century of getting to know the chimpanzee.» *Nature* 437: 56-59.

De Waal, F. B. M. (2005b). *Our Inner Ape*. Riverheand Books. Nueva York.

Dubos, R. (1965). *Man adapting*. Yale University Press. New Haven.

Dunbar, R. (1992). «Neocortex size as a constraint of group size in primates.» *Journal of Human Evolution* 20:469-93.

Eastwood, S. L. (2004). «The synaptic pathology of schizophrenia: is aberrant neurodevelopment and plasticity to blame?» *International Rew of Neurobiol* 59: 47-72.

Eaton, S. B., Konner, M., Shostak, M. (1988). «Stone agers in the fast lane: chronic degenerative diseases in evolutionary perspective.» *The American Journal of Medicine* 84: 739-749.

Eaton, S. B., Strassman, B. J., Nesse, R. M. *et al*. (2002). «Evolutionary health promotion.» *Preventive Medicine* 34: 109-118.

Elliot, D., Urban, J., Argo, C. *et al*. (2000). «Does the failure to acquire helminthic parasites predispose to Crohn's disease?» *The FASEB journal* 14:1848-1855.

Elston, G. N. Benavides-Piccione, R., De Felipe, J. (2001). «The piramidal cell in cognition: a comparative study in human and monkey.» *J. Neurosci* 21:163.

Enard, W., Przeworski, M., Fisher, S. E. *et al*. (2002). «Molecular evolution of FOXP2, a gene involved in speech and language.» *Nature* 418: 869-872.

Evans, P., Gilbert, S., Mekel-Bobrov, N. *et al*. (2005). «Microcephalin, a gene regulating brain size, continues to evolve adaptively in humans.» *Science* 309:1717-1720.

Falk, D. (1975). «Comparative anatomy of the larynx in man and the chimpanzee: implications for language in Neanderthal.» *American Journal of Physical Anthropology* 43(1): 123-132.

Falk, D. (1985). «Hadar AL 162-28 endocast as evidence that brain enlargments preceded cortical reorganization in hominid evolution.» *Nature* 313: 45-47.

Falk, D. (1992). *Braindance*. Henry Holt and Co. Nueva York.

Falk, D. y S. Kasinga (1983). «Cranial capacity of a female robust australopithecine (KNM-ER 407) from Kenya.» *Journal of Human Evolution* 12: 515-518.

Falk, D., J. C. Redmond, J. J. Guyer, C. Conroy, W. Recheis, G. W. Weber and H. Seidler (2000). «Early hominid brain evolution: a new look at old endocasts.» *Journal of Human Evolution* 38(5): 695-717.

Falzi, G., P. Perrone y L. Vignolo (1982). *Right-left asymmetry in anterior speech region* 39(239-240).

Feraud, G., D. York, C. M. Hall, N. Goren-Inbar y H. Schwarcz (1983). «40Ar/39Ar age limit for an Acheulian site in Israel.» *Nature* 304: 263-265.

Finlayson, C. (2004). *Cognitive Capacity and its outward expression: Pleistocen hominids across a space-time mosaic of opportunity*. Museo de Gibraltar. Gibraltar, pp. 1-18.

Fletcher, A. W. y J. A. Weghorst (2005). «Laterality of hand function in naturalistically housed chimpanzees (*Pan troglodytes*).» *Laterality* 10(3): 219-242.

Fogassi, L., P. F. Ferrari, B. Gesierich, S. Rozzi, F. Chersi y G. Rizzolatti (2005). «Parietal lLobe: From Action Organization to Intention Understanding.» *Science* 308: 662-667.

Fox, P. T. (1995). «Broca's area: Motor encoding in somatic space.» *Behavioral and Brain Sciences* 59: 135-159.

Fullerton, S. M., Clark, A. G., Weiss, K. M. *et al*. (2000). «Apolipoprotein variation at the sequence haplotype level: implications for the origin and maintenance of a major human polymorphism.» *Am. J. Hum. Genet.* 67:881-900.

Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., Rizzolatti, G. (1996). «Action recognition in the premotor cortex.» *Brain* 119: 593-609.

Gallese, V., L. Fadiga, L. Fogassi y G. Rizzolatti (1996). «Action recognition in the premotor cortex.» *Brain* 119: 593-609.

Gannon, P. J., R. L. Holloway, D. C. Broadfield y A. R. Braun (1998). «Asymmetry of chimpanzee Planum Temporale: humanlike pattern of Wernicke's brain language area homolog.» *Science* 279: 220-222.

Garrity, A. G., Pearlson, G. D., McKiernan, K., Lloyd, D., Kiehl, K. A., Calhoun, V. D. (2007). «Aberrant "default mode" functional connectivity in schizophrenia.» *Am J Psychiatry* 164: 450-457.

Gatewood, J. (1985). «Actions speak louder than words.» *Directions in Cognitive Anthropology*. J. Dougherty. Urbana, University of Illinois Press: 199-220.

Geneste, J.-M. (1988). «Les industries de la Grotte Vaufrey: technologie du débitage, economie et circulation de la matière première lithique.» *Le Grotte Vaufrey: Paléoenvironnement, Chronologie, Activités Humaines*. J. M. Rigaud. París, Societé Préhistorique Française. XIX: 441-517.

Ghiglieri, M. P. (2005). *El lado oscuro del hombre*. Tusquets. Colección Metatemas. Barcelona.

Goodall, J. (1986). *The chimpanzees of Gombe: Patterns of behavior*. Harvard University Press. Harvard.

Goren-Inbar, N. (1985). «The lithic assemblages of Berekhat Ram Acheulian site, Golan Heights.» *Paléorient* 11: 7-28.

Goren-Inbar, N. (1986). «A figurine from the Acheulian site of Berekhat Ram.» *Mi-te kufat ha-even* 19: 7-12.

Goren-Inbar, N. (1995). «Additional remarks on the Berekhat Ram figurine.» *Rock Art Reseasrch* 12(2): 131-132.

Gould, S. J. (1977). *Ontogeny and phylogeny*. Harvard University Press. Cambridge MA.

Gowlett, J. A. J. (1986). «Culture and conceptualisation - the Oldowan-Acheulean gradient.» *Stone Age Prehistory: studies in memory of Charles McBurney*. G. N. Bailey and P. Callow. Cambridge, Cambridge Univ. Press: 243-260.

Greenfield, P. M. (1991). «Language, tools, and brain: The ontogeny and phylogeny of hierarchically organized sequential behavior.» *Behavioral and Brain Sciences* 14(4): 531-551.
Guthrie, R. D. (2005). *The nature of Paleolithic art*. The University of Chicago Press. Chicago y Londres.
Hamburg, D. (1963). «Emotions in the perspective of human evolution.» En Knapp, P. H. (ed.). *Expression of the emotions in man*. International Universities Press. Nueva York, p. 316.
Hammock, E. A., Young, L. J. (2005). «Microsatellite instability generates diversity in brain and sociobehavioral traits.» *Science* 308: 1630-1634.
Hawkes, K., O'Connell, J.T., Blurton-Jones, N. G. *et al*. (1998). «Grandmothering, menopause and the evolution of human life histories.» *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 1336-1339.
Hawks, J., Wang, E. T., Cochran, G. M. *et al*. (2006). «Recent acceleration of human adaptative evolution.» *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 20753-8.
Henshilwood, C., F. D' Errico, M. Vanhaeren, K. Van Niekerk y Z. Jacobs (2004). «Middle Stone Age Shell Beads from South Africa.» *Science* 304: 404.
Herz, J., Chen Y. (2006). «Reelin, lipoprotein receptors and synaptic plasticity.» *Nature Rev. Neurosci* 7: 850-9.
Hewes, G. W., R. J. Andrew, L. Carini, H. Choe, R. A. Gardner, A. Kortlandt, G. S. Krantz, G. McBride, F. Nottebohm, J. Pfeiffer, D. G. Rumbaugh, H. D. Steklis, M. J. Raliegh, R. Stopa, A. Suzuki, S. L. Washburn y R. W. Wescott (1973). «Primate communication and the gestural origin of language.» *Current Anthropology* 14(1/2): 5-24.
Holloway, R. (1970). «Australopithecine endocast (Taung Specimen, 1924): a new volume determination.» *Science* (168): 966-968.
Holloway, R. (1980). «Indonesian «Solo» (Ngandong) endocast reconstructions: some preliminary observations and comparisons with Neanderthal and *Homo erectus* groups.» *American Journal of Physical Anthropology* 53: 285-295.
Holloway, R. (1983). «Cerebral brain endocast pattern of *Australopithecus afarensis* hominid.» *Nature* 303: 420-422.
Holloway, R. (1996). «Evolution of the Human Brain.» *Handbook of Human Symbolic Evolution*. E. A. Lock & Ch. R. Peters. Oxford, Clarendon Press: 74-116.
Holloway, R., D. C. Broadfield y M. S. Yuan (2001). *The Parietal Lobe in Early Hominid Evolution: Newer Evidence from Chimpanzee Brains*. Humanity from African Naissance to Coming Millennia.
Hopkins, W. D. (1996). «Chimpanzees handedness revisited: 55 years since Finch (1941).» *Psychonom. Bull. & Rev*. 3: 449-457.
Hopkins, W. D. (1999). «On the Other Hand: Statistical Issues in the assessment and Interpretation of Hand Preference Data in Nonhuman Primates.» *International Journal of Primatology* 20(6): 851-866.
Hopkins, W. D. y D. L. Pilcher (2001). «Neuroanatomical localization of the motor hand area with magnetic resonance imaging: The left hemisphere is larger in great apes.» *Behavioral Neuroscience* 115(5): 1159-1164.
Hopkins, W. D., M. J. Wesley, M. Kay Izard, M. Hook y S. J. Schapiro (2004). «Chimpanzees (*Pan troglodytes*) Are Predominantly Right-Handed: Replication in Three Populations of Apes.» *Behavioral Neuroscience* 118(3): 659-663.
Hopkins, W. D. y C. Cantalupo (2005). «Individual and setting differences in the hand preferences of chimpanzees (*Pan troglodytes*): A critical analysis and some alternative explanations.» *Laterality* 10(1): 65-80.
Horrobin, D. (2001). *The madness of Adam and Eve. How schizophrenia shaped humanity*. Corgi Books. Londres.

Horrocks, L. A., Farooqui, A. A. (2004). «Docosahexanoic acid in the diet : its importance in maintenance and restoration of neural membrane function. Prostaglandins, Leukot.» *Essent. Fatty Acids* 70: 361-72.

Iacobini, M., I. Molnar-Szakacs, V. Gallese, G. Buccino, J. C. Mazziota y G. Rizzolatti (2005). «Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system.» *PLoS Biology* 3(3): 529-535.

Ingold, T. (1993). «Technology, language, intelligence: A reconsideration of basic concepts.» *Tools, Language and Cognition in Human Evolution*. K. I. Gibson, T. Cambridge, Cambridge University Press: 449-472.

Isaac, G. (1976). «Stages of cultural elaboration in the Pleistocene: possible archaeological indicators of the development of language capabilities.» *The Archaeology of Human Origins*. E. B. Isaac. Cambridge Univ. Press. Cambridge.

Izawa, E.-I., T. Kusayama y S. Watanabe (2005). «Foot-use laterality in the Japanese jungle crow (*Corvus macrorhynchos*).» *Behavioural Processes* 69(3): 357-362.

Jerison, H. J. (1973). *Evolution of the brain and intelligence*. Academic Press. Nueva York.

Johansson, S. (2001). *Animal communication, animal minds, and animal language*. University of Lund. Lund.

Joulian, F. (1994). «Culture and material culture in chimpanzees and early hominids.» *Current Primatology*. J. J. Roeder, B. Thierry, J. R. Anderson y N. Herrenschmidt. Estrasburgo. Univ. Louis Pasteur. II: 397-404.

Joulian, F. (1995). «Human and non-human primates: des limites de genre bien problématiques en Préhistoire.» *Préhistoire Anthropologie Mediterranéennes* 4: 1-11.

Joulian, F. (1996). «Comparing Chimpanzee and Early Hominid Techniques: Some Contributions to Cultural and Cognitive Questions.» *Modelling the early human mind*. P. Mellars y K. R. Gibson. Cambridge, Gran Bretaña. Mcdonald Institute for Archaeological Research: 173-191.

Kenward, B., A. S. S. Weir, C. Rutz y A. Kacelnik (2005). «Tool manufacture by naive juvenile crows.» *Nature* 433: 121.

Khaitovich, P., Lockstone, H., Wayland, M. T. *et al*. «Metabolic changes in schizophrenia and human brain evolution.» *Genome Biology* 9: R124. 1-11.

Kimbel, W. H., Johanson, D. C., Rak, J. (1994). «The first skull and other new discoveries of *Australopithecus afarensis* at Hadar, Ethiopia.» *Nature* 368.

Kimura, D. (1976). «The neural basis of language qua gesture.» *Studies in Neurolinguistics*. H. W. H. A. Whitaker. Academic Press. 2 vols.

Klein, R. G. *The human career. Human biological and cultural origins*. Segunda edición. The University of Chicago Press. Chicago. 1999.

Kohler, E., C. Keysers, M. A. Umiltà, L. Fogassi, V. Gallese y G. Rizzolatti (2002). «Hearing Sounds, Understanding actions: Action representation in Mirror Neurons.» *Science* 297.

Krause, J., C. Lalueza-Fox, L. Orlando, W. Enard, R. E. Green, H. A. Burbano, J.-J. Hublin, C. Hänn, J. Fortea, M. de la Rasilla, J. Bertranpetit, A. Rosas y S. Pääbo (2007). «The Derived FOXP2 Variant of Modern Humans Was Shared with Neandertals.» *Current Biology* 17(21): 1908-1912.

Krause, J., Lalueza-Fox, C., Orlando, L. *et al*. (2007). «The derived *FOXP2* variant of modern humans was shared with Neanderthals.» *Current Biology* 17: 1908-1912.

Kuhn, S. L. (1995). *Mousterian Lithic Technology: an Ecological Perspective*. Princeton Univ. Press. New Jersey.

Lai, C., Gerrelli, D., Monaco, A. P. (2003). «FOXP2 expression during brain development coincides with adult sites of pathology in a severe speech and language disorder.» *Brain* 126:2455-62.

Lambert, K. (2006). «Rising rates of depression in today's society: consideration of the roles of effort based rewards and enhanced resilience in day-to-day functioning.» *Neurosci. Biobehav. Rev*. 30: 497-510.

Leigh, S. R. (2004). «Brain growth, life history and cognition in primate and human evolution.» *Am J Primatol* 62: 139-164.

Lemonnier, P. (1986). «The Study of Material Culture Today: Toward and Anthropology of Technical Systems.» *Journal of Anthropological Archaeology* 5: 147-186.

Lieberman, P. (1989). «The origins of some aspects of human language and cognition.» *The Human Revolution*. E. P. Mellars y Ch. Stringer. Edimburgo, Edinburgh Univ. Press: 391-414.

Lieberman, P. (1995). «Human speech and language.» *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution*. S. Jones, R. Martin y D. Pilbeam. Cambridge, Cambridge Univ. Press: 134-137.

Li, R., el-Mallak, R. S. (1997). «Triplet repeat gene sequences in neuropsychiatric diseases.» *Harv. Rev. Psychiatry* 5: 66-74.

Llorente, M. (2007). «Especialización hemisférica y lateralización cerebral en chimpancés: implicaciones evolutivas y cognitivas en el cerebro humano.» *De las neuronas a la cultura. Ensayos multidisciplinarios sobre cognición*. R. I. O. Martínez y R. E. M. Caballero. México, INAH - Escuela Nacional de Antropología e Historia: 58-80.

Lordkipanidze, D., Jashashvili, T., Vekua, A., Ponce de León, M., Zollikofer, C., Rightmire, G. P., Pontzer, H., Ferring, R., Oms, O., Tappen, M., Bukhsianidze, M., Agustí, J., Kahlke, R., Kiladze, G., Martínez-Navarro, B., Mouskhelishvili, Nioradze, M. (2007). «Postcranial evidence from early Homo from Dmanisi, Georgia.» *Nature* 449, 305-310.

Lordkipanidze, D., Vekua, A., Ferring, R., Rightmire, G. P., Agustí, J., Kiladze, G., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., Ponce de León, M., Tappen, M., Tvalchreridze, M., Zollikofer, C. (2005). «The earliest toothless hominin skull.» *Nature* 434, 717-718.

Mac Lean, P. D. (1973) *A triune concept of the brain and behaviour*. University of Toronto Press. Toronto.

MacNeilage, P. F. (1998). «The frame/content theory of evolution of speech production.» *Behavioral and Brain Sciences* 21: 499-546.

Maguire, E. A., D. G. Gadia, I. S. Johnsrude, C. D. Good, J. Ashburner, R. S. Frackowiak y C. D. Frith (2000). «Navigation-related structural change in the hippocampi of taxi drivers.» *Procedings of the Natural Academy of Sciences* 97(8): 4398-4403.

Mania, D. y U. Mania (1988). «Deliberate engravings on bone arefacts of *Homo erectus*.» *Rock Art Research* 5: 91-107.

Mann, N. (2000). «Dietary lean red meat and human evolution.» *Eur. J. Nutr*. 39: 71-9.

Marchant, L. F. y W. C. McGrew (1996). «Laterality of limb function in wild chimpanzees of Gombe National Park: Comprehensive study of spontaneous activities.» *Journal of Human Evolution* 30: 423-443.

Marshack, A. (1996). «A Middle Paleolithic Symbolic Composition from the Golan Heights: The Earliest Known Depictive Image.» *Current Anthropology* 37(2): 357-365.

Marshack, A. (1997). «The Berekhat Ram figurine: a late Acheulean carving from the Middle East.» *Antiquity* (71): 327-337.

Martin, F. y C. Niemitz (2003). «"Right-trunkers" and "left-trunkers": side preferences of trunk movements in wild asian elephants (*Elephas maximus*).» *Journal of Comparative Psychology* 117: 4.

Martín-Loeches, M. (2006). «On the uniqueness of humankind: is language working memory the final piece that made us human?» *Journal of Human Evolution* 50: 219-222.

Martínez, I., A. Rosas, J. L. Arsuaga, P. Jarabo, R. Quam, C. Lorenzo, A. Gracia, J. M. Carretero, J. M. Bermúdez de Castro y E. Carbonell (2004). «Auditory capacities in Middle Pleistocene humans from the Sierra de Atapuerca in Spain.» *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* 101(27): 9976-9981.

Martínez, I., J. L. Arsuaga, R. Quam, J. M. Carretero, A. Gracia y L. Rodríguez (2008). «Human hyoid bones from the middle Pleistocene site of the Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain).» *Journal of Human Evolution* 54: 118-124.

Martínez-Cedeño, V., Galarzo, M. J., Cavada C. *et al*. (2002). «Reelin immunoreactivity in the adult primate brain: intracellular localization in projecting and local circuit neurons of the cerebral cortex, hippocampus and the subcortical regions.» *Cerebral Cortex* 12:1298-1311.

May, M. (1976). «Morphological cerebral asymmetries of modern man, fossil man, and nonhuman primate.» *J. Levy* 280(349-366).

Maziak, W. (2002). «The hygiene hypothesis and the evolutionary perspective of health.» *Preventive Medicine* 35: 415-8.

McBrearty, S. (2001). «The Middle Pleistocene of East Africa.» *Human Roots: Africa and Asia in the Middle Pleistocene*. L. B. y K. Robson-Brown. Bristol, Western Academic and Specialist Press: 81-92.

McGrew, W. C. y L. F. Marchant (2001). «Ethological study of manual laterality in the chimpanzees of the Mahale mountains, Tanzania.» *Behavioural Processes* 138: 329-358.

McGrew, W. C., P. J. Baldwin, L. F. Marchant, J. D. Pruetz, S. E. Scott y C. E. G. Tutin (2003). «Ethoarchaeology and Elementary Technology of Unhabituated Wild Chimpanzees at Assirik, Senegal, West Africa.» *PaleoAnthropology* 05-02: 1-20.

McManus, I. C. (1999). «Handedness, cerebral lateralization, and the evolution of language.» *The descent of mind: Psychological perspectives on hominid evolution*. M. C. C. S. E. G. Lea. Oxford university Press. Oxford.

Mekel- Babrov, N., Gilbert, S. L., Evans, P. D. *et al*. (2005). «Ongoing adaptive evolution of ASPM, a brain size determinant in *Homo sapiens*.» *Science* 309:1720-22.2005.

Melis, A. P., B. Hare y M. Tomasello (2006). «Chimpanzees Recruit the Best Collaborators.» *Science* 311: 1297-1300.

Mercader, J., M. Panger y C. Boesch (2002). «Excavation of a Chimpanzee Stone Tool Site in the African Rainforest.» *Science* 296: 1452-1455.

Milton, K. (1998). «Foraging behaviour and the evolution of primate intelligence.» En Byrne R., Whiten A. (eds.). *Machiavellian intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes and humans.* Oxford University Press. Oxford.

Monod, J. (1970). *Le hasard et la nécessité*. Éditions du Seuil. París.

Morris, D. (1970). *El zoo humano*. Plaza y Janes. Barcelona.

Mosquera, M. (1996). «Differential use of the space and raw materials at the Sierra de Atapuerca sites (Burgos, Spain): an approach to some economic and ecological inferences.» *Non-Flint Stone Tools and the Palaeolithic Occupation of the Iberian Peninsula*. L. R. M. S. N. Moloney. Londres, BAR International Series 649: 81-88.

Mosquera, M. (1998). «Differential raw material use in the Middle Pleistocene of Spain: the evidence from Sierra de Atapuerca, Torralba, Ambrona and Aridos.» *Cambridge Archaeological Journal* 8(1): 15-28.

Mosquera, M., M. Llorente, D. Riba, C. Lorenzo, E. Carbonell y O. Feliú (2007). «Ethological study of manual laterality in naturalistic housed chimpanzees (*Pan troglodytes*) from the Mona Foundation Sanctuary (Girona, Spain).» *Laterality* 12(1): 19-30.

Nagell, K., R. S. Olguin y M. Tomasello (1993). «Proccesses of social learning in the tool use of Chimpanzees (*Pan troglodytes*) and Human children (*Homo sapiens*).» *Journal of Comparative Psychology* 107(2): 174-186.

Nesse, R., Williams, G. C. (1994). *Why we get sick*. Vintage Books. Random House. Nueva York.

Oldham, M. C., Horvath, S., Geschwind, D. H. (2006). «Conservation and evolution of gene coexpression networks in human and chimpanzee brains.» *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103:17973-8.

Parker, S. T., Mc Kinney, M. L. (1999). *Origins of intelligence. The evolution of cognitive development in monkeys, apes and humans*. The John Hopkins University Press. Baltimore.

Persico, A. M., Levitt, P., Pimenta, A. F. (2006). «Polymorphic GGC repeat differentially regulates human reelin gene expression levels.» *J. Neural. Transm*. 113: 1373-82.

Peyrony, D. (1934). «La Ferrassie.» *Préhistoire* 3: 1-92.

Pilcher, D. L., E. A. D. Hammock y W. D. Hopkins (2001). «Cerebral volumetric asymmetries in non-human primates: A magnetic resonance imaging study.» *W. D. Hopkins* 6(2): 165-179.

Pollard K. S., Salanna, S. R., Lambert N. *et al*. (2006). «An RNA gene expressed during cortical devolopment evolved rapidly in humans». *Nature* 443: 167-72. 2006.

Preuss, T. D. (2004). «What is it like to be a human?» En Gazzaniga M. S. (ed.). *The cognitive neurosciences III.* MIT Press. Cambridge MA.

Provins, K. A. (1997). «Handedness and speech: A critical appraisal of the role of genetic and environmental factors in the cerebral lateralization of function.» *Psychological Review* 104: 554-571.

Redfield-Jamison, K. (1993). *Touched with fire. Manic-depressive illness and the artistic temperament*. The Free Press. Nueva York.

Reichel-Dolmanoff (1966). *Enterramiento de una joven india Kogi, Sierra Nevada, Sta. Marta, Colombia*.

Reynolds, P. C. (1995). «The complementation theory of language and tool use.» *Tools, Language and Cognition in Human Evolution*. K. R. Gibson y T. Ingold. Cambridge, Cambridge University Press: 407-429.

Rilling, J. K. (2008). «Neuroscientific approaches and applications within anthropology.» *Yearbook of Physical Anthropology* 51: 2-32.

Rilling, J. K., Insel, T. R. (1999). «The primate neocortex in comparative perspective using magnetic resonance imaging.» *J. Hum. Evol*. 37: 191-223.

Roberts, R. C., Xu, L., Roche, J. K. *et al*. (2005). «Ultrastructural localization of reelin in the cortex in post-mortem human brain.» *The Journal of Comparative Neurology* 482: 294-308. 2005.

Rodríguez, L., J. E. Egocheaga y L. Cabo (2002). «Breve Nota sobre el Hioides neandertalense de Sidrón (Piloña, Asturias).» *Antropología y Biodiversidad*. A. M. y R. N. M. P. Aluja, Universidad de Barcelona: 480-489.

Rogers, L. J. (2002). «Lateralization in vertebrates: its early evolution, general pattern, and development.» *Advances in the Study of Behaviour* 31: 107-161.

Roland, P. E. (1993). *Brain Activation*. Wiley-Liss. Nueva York.

Rosen, R. F., Farberg, A. S., Gearing, M. *et al*. (2008). «Tauopathy with paired helical filaments in an aged chimpanzee.» *J. Comp. Neurol*. 509:259-270.

Rosenzweig, M. R., Leiman, A. L., Breedlove, S. M. (1999). *Biological Psychology: an introduction to behavioral, cognitive and clinical neuroscience*. Sinauer Associates. Sunderland MA.

Ruff, C. B., Thinkaus, E., Holliday, T. W. (1997). «Body mass and encephalization in pleistocene *Homo.» Nature* 387:173-6.

Russell, J. (1996). «Development and Evolution of the Symbolic Function: The Role of Working Memory.» *Modelling the early human mind*. P. Mellars y K. Gibson. Cambridge, McDonald Institute Monographs: 229.

Sampedro, J. (2002). *Deconstruyendo a Darwin.* Crítica. Barcelona.

Sanjuan, J., Gonzalez, J. C. (2005). «La esquizofrenia y el proceso de especiación del *Homo sapiens*.» En Sanjuán J., Cela-Conde, C. J. (eds.). *La profecía de Darwin. Del origen de la mente a la psicopatología*. Ars XXI. Barcelona. pp. 201-229.

Sapolsky, R. (1994).*Why zebras don't get ulcers*. W. H. Freeman and co. Nueva York.

Saugstad, L. F. (2006). «*From genetics to epigenetics*.» *Nutrition and Health* 18: 285-300.

Savage-Rumbaugh, S. y D. M. Rumbaugh (1983). «The emergence of language.» *Tools, language and cognition in human evolution*. K. R. G. T. Ingold. Cambridge, Cambridge University Press: 86-108.

Savage-Rumbaugh, S., S. G. Shanker y T. J. Taylor (1998). *Apes, language, and the human mind*. Oxford Univ. Press. Oxford.

Scheibel, A. B., Paul, L., Fried, I. *et al.* (1985). «Dendritic organization of the anterior speech area.» *Exp. Neurol*. 87:109-17.

Schrenk, F., Bromage, T. G., Betzier, C. G., Ring, U., Juwayeyi, Y. M. (1993). «Oldest *Homo* and Pliocene biogeography of the Malawi Rift.» *Nature* 365.

Schwarcz, H. y I. Skoflek (1982). «New dates for the Tata, Hungary archaeological site.» *Nature* 295: 590-591.

Seeley, W. W., Carlin, D. A., Allman, J. M. *et al*. (2006). «Early frontotemporal dementia targets neurons unique to apes and humans.» *Ann. Neurol*. 60: 660-667.

Semendeferi, K., Damasio, H., Frank, R. *et al*. (1997). «The evolution of the frontal lobes: a volumetric analysis based on three-dimensional reconstructions of magnetic resonance image scans of human and ape brains.» *J. Hum. Evol.* 32: 375-88.

Semendeferi, K., Armstrong, E., Schleider, A. *et al*. (2001). «Prefrontal cortex in humans and apes: a comparative study of area 10.» *Am. J. Phys. Anthropol.* 144: 224-41.

Seyfarth, R. M., D. L. Cheney y P. Merler (1980). «Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primate.» *Animal Behaviour* 28: 1070-1094.

Shaw, P., D. Greenstein, J. Lerch, L. Clasen, R. Lenroot, N. Gogtay, A. Evans, J. Rapoport y J. Giedd (2006). «Intellectual ability and cortical development in children and adolescents.» *Nature* 440: 676-679.

Sherwood, C. C., Stimpson, C. D., Raghanti, M. A. *et al*. (2006). «Evolution of increased glia-neuron ratios in the human frontal cortex.» *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103: 13606-11.

Stone, V., L. Cosmides, J. Tooby, N. Kroll y R. Knight (2002). «Selective impairment of reasoning about social exchange in a patient with bilateral limbic system damage.» *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99(17): 11531-11536.

Stout, D., N. Toth y K. Schick (2000). «Stone Tool-Making and Brain Activation: Positron Emission Tomography (PET) Studies.» *Journal of Archaeological Science*.

Strassman, B. I., Dunbar, R .I. (1999). «Human evolution and disease: putting the stone age in perspective.» En Stearns, S. C. (ed.). *Evolution in health and disease*. Oxford University Press. Nueva York, pp. 91-101.

Striedter, G. F. (2005). *Principles of brain evolution*. Sinauer Associates Sunderland MA.

Summers, R., Elliot, D., Urban, J. *et al*. (2005). «*Trichuris suis* therapy in Crohn's disease.» *Gut*. 54: 87-90.

Swisher, C., Curtis, C. H., Jacob, T., Getty, A. G., Sprijo, A., Widiasmoro (1994). «Age of the earliest known hominids in Java, Indonesia.» *Science* 263.

Tang, A. C. y T. Verstynen (2002). «Early life environment modulates “handedness” in rats.» *Behavioral and Brain Sciences* 131: 1-7.
Tobias, P. V. (1963). «Cranial capacity of *Zinjanthropus* and the other australopithecines. *Nature* 197: 743-746.
Tobias, P. V. (1972). «Dished faces, brain size and early hominids.» *Nature* 239: 468-469.
Tobias, P. V. (1974). «Taxonomy of the Taung skull.» *Nature* 252: 85-86.
Tobias, P. V. (1987). «The brain of *Homo habilis*: a new level of organization in cerebral evolution.» *Journal of Human Evolution* 16: 741-761.
Tobias, P. V. (1991). *Olduvai Gorge. The Skull, Endocasts and Teeth of Homo habilis*. Cambridge University Press. Cambridge.
Tobias, P. V. (2004). «Encore Olduvai.» *Science* 299: 1193-1194.
Tomasello, M. (1999). *The Cultural Origins of Human Cognition*. Harvard Univ. Press. Harvard
Tomasello, M., M. Davis-Dasilva, L. Camak y K. Bard (1987). «Observational learning of tool-use by young chimpanzees.» *Human Evolution* 2: 175-183.
Tomasello, M. y J. Call (1997). *Primate cognition*. Oxford University Press. Nueva York.
Tomasello, M., B. Hare y B. Agneta (1999). «Chimpanzees, *Pan troglodytes*, follow gaze direction geometrically.» *Animal Behaviour* 58: 769-777.
Tooby, J., De Vore, I. (2004). «The reconstruction of hominid evolution through strategic modeling.» En Kinzey W. G. (ed.) *The evolution of human behavior: primate models*. Sunny Press. Nueva York, pp. 183-237.
Uddin, M., Wildman, D. E., Lin, G. *et al*. (2004). «Sister grouping of chimpanzees and humans as revealed by genome-wide phylogenetic analysis of brain gene expression profiles.» *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101:2957-62.
Vallverdú, J., E. Allué, J. L. Bischoff, I. Cáceres, E. Carbonell, A. Cebriá, M. García-Antón, R. Huguet, N. Ibáñez, K. Martínez, I. Pastó, J. Rosell, P. Saladié y M. Vaquero (2005). «Short human occupations in the Middle Palaeolithic level I of the Abric Romaní rock-shelter (Capellades, Barcelona, Spain).» *Journal of Human Evolution* 48: 157-174.
Van Schaik, C. P. (2006). «Why Are Some Animals So Smart?» *Scientific American* 294(4): 64-71.
Van Schaik, C. P., Pradhan, C. R. (2003). «A model for tool-use traditions in primates.» *Journal of Human Evolution* 44: 645-64.
Vaynman, S., Gomez-Pinilla, S. (2006). «Revenge of the “sit”: how lifestyle impacts neuronal and cognitive health through molecular systems that interface energy metabolism with neuronal plasticity.» *Journal of Neuroscience Research* 84: 699-715.
Vekua, A., Lordkipanidze, D., Rightmire, G. P., Agustí, J., Ferring, R., Maisuradze, G., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., Ponce de León, M., Tappen, M., Tvalchreridze, M., Zollikofer, C. (2002). «A New Skull of early Homo from Dmanisi, Georgia.» *Science* 297: 85-89.
Wanpo, H., Ciochon, R., Yumin, G., Larick, R., Qiren, F., Schwarcz, H., Yonge, C., de Vos, J., Rink, W. (1995). «Early *Homo* associated with artifacts from Asia.» *Nature* 378.
Warneken, F. y M. Tomasello (2006). «Altruistic Helping in Human Infants and Young Chimpanzees.» *Science* 311: 1301-1303.
Weaver, A. H. (2005). «Reciprocal evolution of the cerebellum and neocortex in fossil humans.» *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 3576-80.
Weir, A. S. S., J. Chappell y A. Kacelnik (2002). «Shaping of Hooks in New Caledonian Crows.» *Science* 297: 981.
Wells, M. J. (1962). *Brain and Behaviour in Cephalopods*. Stanford University Press.
Wernicke, C. (1886). «Die neuren Arbeiten über Aphasie.» *Carl Wernicke* 4: 463-482.

White, T. D. (1985). «Acheulan man in Ethiopia´s middle Awash Valley: the implication of cutmarks on the Bodo cranium.» *Kroon Memorial Lecture*.
White, T., Asfaw, B., DeGusta, D., Gilbert, W. H., Richards, G. D., Suwa, G., Clark Howell, F. (2003). «Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia.» *Nature* 423.
Whiten, A. (2000). «Primate Culture and Social Learning.» *Cognitive Science* 24(3): 477-508.
Wick, G., Berger, P., Jansen-Dürr, P. *et al*. (2003). «A Darwinian-evolutionary concept of age-related diseases.» *Experimental Gerontology* 38: 13-25.
Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: the new synthesis*. Harvard University Press. Cambridge MA.
Wilson, E. O., Lumsden C. (1981). *Genes, mind and culture: The coevolutionary process.* Harvard University Press. Cambridge MA.
Wilson, E. O., Lumsden C. (1983). *Promethean fire: reflections on the origin of mind*. Harvard University Press. Cambridge MA.
Wood, J. W., Milner, G. R., Harpending, H. C. *et al*. (1992). «The osteological paradox: problems of inferring prehistoric health from skeletal samples.» *Curr. Anthropol*. 33: 343-70.
Wright, R. (1995). «The evolution of despair.» *Time* 146: 32-8.
Wynn, T. (1981). «The intelligence of Oldowan hominids.» *Journal of Human Evolution* 10: 529-541.
Wynn, T. (1995). «Layers of thinking in tool behaviour.» *Tools, Language and Cognition in Human Evolution*. K. I. Gibson, T. Cambridge, Cambridge University Press: 389-406.
Wynn, T. (2002). «Archaeology and cognitive evolution.» *Behavioral and Brain Sciences* 25(3): 389-402.
Wynn, T. y F. L. Coolidge (2004). «The expert Neandertal mind.» *Journal of Human Evolution* 46: 467-487.
Wynn, T. y F. L. Coolidge (2006). «The effect of enhanced working memory on language.» *Journal of Human Evolution* 50: 230-231.
Yeni-Komshian, G. H. y D. A. Benson (1976). «Anatomical study of cerebral asymmetry in human, chimpanzees and reshus monkeys.» *Science* 192 (387-389).

Otras lecturas recomendadas

Acarin, N. (2001). *El cerebro del rey*. RBA.
Agustí, J. (1994). *La evolución y sus metáforas. Una perspectiva paleobiológica*. Tusquets.
Agustí, J. (2003). *Fósiles, genes y teorías*. Tusquets.
Agustí, J. (2010). *El ajedrez de la vida*. Crítica. Barcelona.
Agustí, J. y Antón, M. (2011). *La gran migración*. Crítica. Barcelona.
Arsuaga, J. L. y I. Martínez (1998). *La especie elegida*. Temas de Hoy.
Allman, J. M. (2003). *El cerebro en evolución*. Ariel Neurociencia. Barcelona.
Bermúdez de Castro, J. M. (2010). *La evolución del talento*. Debate.
Bufill, E. (2010). *L'evolució del cervell*. Rafael Dalmau Editor. Barcelona.
Carbonell, E. y Mosquera, M. (2000). *Las claves del pasado. La llave del futuro*. Arola, Tarragona. 199 pp.
Carbonell, E. (coord.) (2005). *Homínidos: Las primeras ocupaciones de los continentes*. Ariel, Barcelona. 780 pp.
Carter, R. (2004). *El nuevo mapa del cerebro*. RBA. 224 pp.
Damasio, A. R. (2010). *Y el cerebro creó al hombre*. Destino. Barcelona.
Damasio, A. R. (2011). *El error de Descartes*. Crítica. Barcelona.

Gazzaniga, M. (2010). *¿Qué nos hace humanos?: La explicación científica de nuestra singularidad como especie*. Paidos Ibérica. Barcelona.

Lumsden, C. J., Wilson, E. O. (1985). *El fuego de Prometeo. Reflexiones sobre el origen de la mente*. Fondo de Cultura Económica. México.

Martin-Loeches, M. (2008). *La mente del Homo sapiens. El cerebro y la evolución humana*. Santillana. Madrid.

Mithen, S. (1998). *Arqueología de la mente*. Crítica. Barcelona

Rivera Arrizabalaga, A. (2009). *Arqueología del lenguaje*. Akal.

Sagan, C. (1979). *Los dragones del Eden. Especulaciones sobre la evolución de la inteligencia humana*. Grijalbo. Barcelona.

Tomasello, M. (2007). *Los orígenes culturales de la cognición humana*. Amorrortu.

Varios Autores. (1993). *Mente y Cerebro*. Libros de Investigación y Ciencia. Barcelona.

Wilson, E. O. (1980). *Sobre la naturaleza humana*. Fondo de Cultura Económica. México.

Notas

1. Del inglés, «grooming»: acción de despiojar, acicalamiento. Se trata de una tarea de enorme importancia para la cohesión social de los grupos de chimpancés.

El precio de la inteligencia
Jordi Agustí, Enric Bufill y Marina Mosquera

Av. Diagonal, 662-664, 08034 Barcelona (España)
www.planetadelibros.com

Primera edición en libro electrónico (epub): junio de 2012

ISBN: 978-84-9892-421-3 (epub)

Conversión a libro electrónico: Newcomlab, S. L. L.
www.newcomlab.com